

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Сибирский федеральный университет

**СОВРЕМЕННАЯ БИОЛОГИЯ  
И БИОМЕДИЦИНА В ТЕРМИНАХ**

Сборник

*Электронное издание*

Красноярск  
СФУ  
2019

УДК 573(08)+57.089(08)  
ББК 28.0я4+52.5я4  
С568

Составители: **Сетков** Николай Александрович

**С568 Современная биология и биомедицина в терминах** : сборник / сост. : Н. А. Сетков. – Электрон. дан. (540 Кб). – Красноярск : Сиб. федер. ун-т, 2018. – Систем. требования: РС не ниже класса Pentium I ; 128 Мб RAM ; Windows 98/XP/7; Adobe Reader V8.0 и выше. – Загл. с экрана.

Книга задумана как специальный словарь, содержащий лексический максимум терминов и понятий, охватывающий основные разделы современной биологии и биомедицины. Представлены термины и понятия из анатомии, гистологии, физиологии, патофизиологии, биохимии, клеточной биологии, общей (классической) и молекулярной генетики, молекулярной биологии, геномики, микробиологии, вирусологии, общей биологии, эмбриологии, зоологии и ботаники. Каждому термину даётся этимологическое обоснование и прилагается статья, объясняющая смысловое наполнение термина или понятия. Статьи, посвящённые наиболее важным и ключевым терминам, содержат максимально возможный для такого рода книг объём материала с перекрёстными ссылками на другие, близкие по значению термины. Кроме того, в книге сделан акцент на те разделы биологии, которые наиболее быстро развиваются в последнее время (это касается прежде всего молекулярно-клеточной биологии, геномики и связанных с ними наук).

Словарь предназначен для широкого круга пользователей: от студентов и преподавателей до читателей, интересующихся проблемами современной биомедицинской науки и желающих познакомиться с её непростым и очень обширным специальным языком.

**УДК 573(08)+57.089(08)**  
**ББК 28.0я4+52.5я4**

© Сибирский федеральный  
университет, 2019

*Электронное учебное издание*

Подготовлено к публикации издательством  
Библиотечно-издательского комплекса

Подписано в свет 04.02.2019. Заказ №7397  
Тиражируется на машиночитаемых носителях

Библиотечно-издательский комплекс  
Сибирского федерального университета  
660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 82а  
Тел. (391)206-26-67; <http://rio.sfu-kras.ru>  
E-mail: [publishing\\_house@sfu-kras.ru](mailto:publishing_house@sfu-kras.ru)

## ВВОДНОЕ СЛОВО

(от автора)

*Людей пытливых манят знанья,  
Они для них и хлеб, и честь.  
И в трудной книге мирозданья,  
Нечитанных страниц не счесть.*

Задайтесь простым вопросом: почему живой мир так восторженно красив? Для кого или для чего существует эта красота, с какой целью она возникла, или была создана (сотворена)? Только изучая биологию, начинаешь понимать всю ошеломительную сложность живой Природы. Давно следует признать, что биологические объекты на порядки сложнее для исследований, чем физические, хотя законы живого мира, если они есть, вряд ли носят иной характер, чем законы неодушевлённого физического мира. В то же время биологический микромир требует для понимания иной организации ума, чем та, которой мы обладаем. Сложность – это ключевое слово в характеристике явлений жизни. А отказавшись от удивления, восхищения и, простите, умиления, обычно испытываемых восторженной душой естествоиспытателя, явственно ощущаешь соприкосновение собственного лба с куда более прочным образованием под названием “непонимание”. При поверхностном взгляде на биологию возникает ощущение, что она строится на зыбких догадках и не очень сильных аргументах, а основой значительной части биологии (как классической, так и современной) являются умозрительные спекуляции, рождённые без достаточных оснований. Но так ли это на самом деле?! Попробую Вас, уважаемый читатель, убедить в том, что это далеко не так, нарисовав литературным, а не научным языком картинку, описывающую одно из достижений современной биологии. Все знают старую байку про Бернарда Шоу. Однажды одна красивая, но легкомысленная актриса сказала Шоу, что хочет иметь от него детей, которые будут красивыми, как она, и умными, как он. На что прозорливый и язвительный Шоу резко ответил ей, что, скорее всего, они будут красивыми, как он (а Шоу, мягко говоря, не отличался особой внешней красотой, а тем более изяществом), а умными, как она. Увы, гений Шоу предвосхитил истину. Теперь мы уже знаем, что отцовские гены меньше влияют на развитие нашего мозга, чем материнские. Показано, что такие важнейшие структуры головного мозга, как кора, гиппокамп и стриатум состоят из клеток, в которых по активности доминируют материнские хромосомы и, соответственно, гены. В то же время, развитие областей мозга, ответственных за формирование эмоциональной сферы человека, так называемой “лимбической системы”, в состав которой входят гипоталамус, гипофиз и зрительные бугры, управляется в основном мужскими хромосомами. Так, что за плохой характер у детей несут ответственность отцы, а за низкий уровень интеллекта матери.

Как, впрочем, и за противоположные по достоинству особенности и свойства. В качестве иллюстрации достаточно вспомнить не очень удачный эксперимент с детьми, рождёнными в результате искусственного оплодотворения донативной спермой, полученной от некоторых лауреатов Нобелевской премии. Можно привести ещё один очень интересный пример различного вклада отцовских и материнских генов, привносимого в развитие децидуального, т. е. непостоянного органа, каким является плацента. Экспериментально доказано, что за образование плаценты отвечают отцовские гены плода, а материнские гены обеспечивают развитие самого эмбриона. Вот и получается, что каждый из нас входит в жизнь, отбирая ресурсы у матери под руководством “эгоистичных” отцовских генов, а позднее, в самостоятельной жизни мы приспособляемся к среде (поскольку мозг – это главный орган адаптации и выживания), подчиняясь руководству материнских генов. Все эти результаты в основном были получены на мышах, но мы то уже знаем, что по структурным генам люди не слишком сильно отличаются, не только от мышей, но даже от червей и мух. Учёные уже научились вмешиваться в генетический материал живых организмов. Делаются даже попытки создания совершенно новых живых форм. Конечно, они вряд ли будут лучше тех, что уже созданы её Величеством Природой, поскольку у неё было значительно больше времени, терпения и мастерства, но всё же... И это не гипербола, и не передёргивание, а научная истина. И подобных откровений современная биология может преподнести любознательным личностям превеликое множество. Необходимо только дотошно и въедливо, с любовью и страстностью её изучать, поскольку знать – значит любить. Давно и не нами было сказано, что нельзя любить то, чего не знаешь! А для этого любому человеку, устремлённому в науку, необходимо читать научные тексты (книги и статьи), которые, как правило, с наскака труднопонимаемы и, прежде всего, из-за присутствия в них тяжёлой для восприятия терминологической лексики, освоение которой и есть первостепенная задача для новичков, стремящихся получить по-настоящему глубокое биологическое образование. Ценность терминов заключается в том, что одним словом может быть выражена идея или понятие, которые в противном случае мы вынуждены выражать более длинными фразами и редко подходящими словами, хранящимися в нашей всегда ограниченной памяти. То, что мы хотим понять, тому мы даём специальное название, позволяющее понимаемое запоминать. Отсюда следует, что изучение биологии невозможно без овладения биологической терминологией, объём которой для непосвящённых просто ошеломителен, хотя и не бесконечен. Здесь уместно вспомнить слова очень авторитетного человека, лауреата Нобелевской премии, американского физика Ричарда Фейнмана, который когда-то сказал: *“Я очень рано усвоил, что знать как что-то называется, и знать, что это такое, – не одно и то же”*. Поэтому все помещённые в книгу термины не только раскрыты с этимологической точки зрения,

но и краткие статьи о них в виде простых фактологических компендиумов содержат сведения, объясняющие, что стоит за загадочными названиями, и какие биологические явления и процессы с ними связаны.

Важнейшим условием современного образовательного процесса признаётся необходимость быстрого получения информации, содержащей фундаментальные знания, чему может способствовать эта книга, предназначенная, прежде всего, для студентов биологических и медицинских факультетов. Бесспорно, что знания никогда не бывают полными и окончательными, но понимание биологических процессов возможно только на хорошем предметном знании и, что особенно важно, – умении задавать правильные вопросы. Думаю, что с тем лексическим материалом, который представлен в книге, заинтересованному читателю скучать не придётся. Замечу, что эта книга не столько о словах-терминах, постоянно появляющихся по мере развития науки, сколько о понятиях, характеризующих наше продвижение вперёд, и служащих опорой для нашего сознания в понимании биологического мира, как выступы скал служат опорой для восходящего к вершине горы альпиниста. Следует также помнить, что ни одно из определений тех понятий, которые представлены в книге, не является окончательным; скорее многие из них остаются неясными и даже загадочными, как, например, понятия “жизнь” и “ген”. Надеюсь также, что энциклопедический характер её содержания поможет создать у читателя ощущение единства и целостности современной биологической науки, развивающейся ошеломительными темпами. Возможно также, что авторский взгляд и авторское мировоззрение и мироощущение, сможет помочь читателю, опираясь на него, выстроить своё собственное уникальное видение биологического мира. Не забывайте только о непреходящем значении трезвого скептицизма и вдумчивого сомнения, позволяющих выходить за рамки известных фактов. Мне кажется, что наука развивается только там, где подросшие ученики убедительно противоречат своим учителям, ***всегда почитая их***, как своих прародителей.

И последнее, долженствующее: считаю, что молодые люди с университетскими дипломами должны быть разносторонне (почти вселенски) образованными, поскольку всем им придётся жить в другом, на наших глазах изменяющемся мире, в котором биологические знания, включая знания о природе человека, становятся, если не главенствующими, то всё более и более необходимыми и востребованными. Будущее принадлежит исследователям, расширяющим пределы знаний о живой природе. Недаром XXI век провозглашён веком биологии, а биология, как физика живого, царицей наук!

***“Есть только одно благо – знания, и одно зло – невежество”.***

Аристотель (первый биолог  
и первый профессор)

*Живая природа интересна для исследователя не только тем, что её можно и нужно изучать, но и тем, что она своей красотой и совершенством дарит огромное наслаждение.*

Даже с широко раскрытыми глазами, ведомыми утончённым и прозорливым умом, Вы не проникните глубоко в окружающий Мир без “распахнутости” Вашей души и заинтересованности Вашего сердца. И никогда его не поймёте глубоко без трагического опыта чувственных переживаний и впечатлений, без опыта неудач, падений и взлётов – неотъемлемых спутников беспокойной жизни целеустремлённого человека. Необходимо также понять одну простую истину – всё существование современной цивилизации и каждого отдельного человека в ней основано на научном знании, которое, как и научный образ мышления, формируется длительным ученичеством, требующим часто титанических усилий, осознанной активности и живого, восприимчивого ко всему новому интеллекта. Даже самый оригинально мыслящий и критически настроенный самобытный ум вряд ли станет самостоятельным без освоения значительных объёмов общекультурных и специальных знаний. Поэтому жадно вбирайте внутрь себя весь окружающий Мир, пестуйте и растите свои лучшие качества и проявления, и он раскроется Вам навстречу, обнажив свои тайны, доступные только людям, жаждущим их знать и понимать. Помните, что говорил Иоганн Вольфганг Гёте: “Если бы я не носил в себе весь мир, я был бы слепцом со здоровыми глазами”. Здесь только хочется добавить, что человек богат лишь тем, что может найти и сохранить и, прежде всего, это касается знаний.

*“Наука начинается тогда, когда появляются точные термины. Без терминов нет науки, как нет языка без слов”.*

Владимир Владимирович Сахаров (1902–1969),  
советский генетик.

*“...Необходимый компонент обучения – это самопроверка, как при игре на музыкальном инструменте. Иначе мы склонны переоценивать себя. Имейте ввиду, что способность узнавать слово ещё не означает, что вы сможете вспомнить его, когда это понадобится. Если вам предстоит проверка знания терминов, нужно потренироваться, вспоминая их”.*

**МОЗГ, ПОЗНАНИЕ, РАЗУМ: введение в когнитивные нейронауки:** в 2-х ч./под ред. Бернарда Баарса и Никол Гейдж; – М. Лаборатория знаний, 2016. (страница 66)

*“Науки подобны величественной реке, по течению которой легко следовать после того, как оно приобретает известную правильность; но если хотят проследить реку до её истока, то его нигде не находят, потому что его нигде нет. В известном смысле источник рассеян по всей поверхности Земли”.*

Французский математик Л. Н. Карно (1753–1823).

## А

*“Самое непостижимое в этом мире – это то, что он, всё-таки, постижим”.*

Альберт Эйнштейн (1879–1955)

**Аббревиация.** От лат. *abbreviatio* – сокращение, укорочение. Укорочение онтогенеза, происходящее вследствие выпадения его отдельных стадий. Чаще наблюдается выпадение конечных стадий онтогенеза, обычно приводящих к недоразвитию организма, как, например, при *неотении* или *фетализации* (см. **Неотения**, **Фетализация**). Синоним – *отрицательная анаболия* (по русскому биологу, основоположнику *эволюционной морфологии* А. Н. Северцову) (см. также **Ароморфоз**).

**Абдоминальный.** От лат. *abdominalis* – *брюшной* < *abdomen* – *брюшко, живот*, где *ab* – соответствует предлогам пространства: *от, из, с, со стороны*, а *domi*\* означает *дома*. Относящийся к животу. Иначе, брюшной или вентральный отдел тела, а также брюшная полость. Содержит *абдоминальные органы* – органы брюшной полости.

\*От лат. *domi* – арх. от *domus* – *дом, жилище, местопребывания*.

**Абдукция.** От лат. *abducere (abduco)* – *отводить, отклонять*. Механическое отведение в сторону, например, конечности.

**Абдукторы.** От лат. *abduco* – *отводить*. Мышцы, *отводящие конечности* в сторону от средней линии тела.

**Аберрантные белки.** От лат. *aberratio* – *отклонение от нормы, удаление (ab-ergo – отклоняться)*. Дефектные (мутантные) белки, не подвергающиеся разрушению в протеосомах и приводящие к патологическим изменениям в клетках, тканях и органах (см. **Болезнь Альцгеймера**).

**Аберрация.** От лат. *aberratio* – *отклонение, искажение* (аберрантный – *необычный, искажённый, неправильный, нарушенный*, в некоторых случаях – *блуждающий*, т. е. имеющий необычный ход, например, аберрантный кровеносный сосуд или нерв). 1. В ботанике и зоологии – отклонение физиологических функций от нормы. 2. В общей биологии – отклонение в развитии организма или его отдельных частей (органов или систем органов) от нормы. 3. В анатомии используется синоним – *эктопический*. 4. В генетике, *аберрации* – хромосомные перестройки,

возникающие при разрывах хромосом и их последующем соединении в ином порядке.

**Аберрации онкоассоциированные.** От лат. *aberratio* – *отклонение от нормы*, греч. *onkos* – *вздутие, опухоль* и *associatio* – *соединение*. Нарушения (отклонения от нормы) в хромосомном аппарате клетки, связанные с опухолевой трансформацией. Могут приводить к возникновению опухолей, или могут быть обусловлены опухолевой трансформацией.

**Аберрации хромосомные.** От лат. *aberratio* – *отклонение от нормы*. Структурные перестройки хромосом, такие как делеции, дупликации, инверсии, инсерции и транслокации (см. соответствующие термины).

**Абиогенез.** От греч. частицы отрицания *a*, *bios* – *жизнь* и *genesis* – *род, рождение*. Концепция (гипотеза) неоднократного возникновения живых организмов из неживой материи путём самозарождения. Представляла собой альтернативу концепции креационизма (см. **Креационизм**). Была распространена в Вавилонии, Древнем Китае, Древнем Египте и Древней Греции. Аристотель считал, что существует некое “активное начало”, создающее живой организм. Итальянский врач Франческо Реди в 1688 г., а затем в 1765 г. Ладзаро Спалланцани и, наконец, Луи Пастер, повторивший опыты Спалланцани, экспериментально доказали несостоятельность концепции абиогенеза.

**Абзимы.** От англ. *antibody* (аббревиатура, *ab*) – *антитело* и греч. *en(zum)* – *закваска, фермент*. Антитела-ферменты, производимые наряду с обычными антителами, иммунной системой. Такие каталитически активные антитела способны разрушать самые разнообразные молекулы. Абзимы обнаруживаются в больших количествах у людей, страдающих аутоиммунными заболеваниями, а также у беременных и лактирующих (кормящих) женщин. Абзимы в виде искусственных иммуноконъюгатов могут использоваться в качестве эффективных противораковых средств нового поколения. Противораковые абзимы лежат в основе специальной ADEP-терапии, означающей “*направляемый антителом фермент, действующий на пролекарство*”. При таком подходе специфический абзим, попадая в область опухоли, превращает нетоксичное “пролекарство”, циркулирующее в крови, в токсичное противораковое соединение\*.

\*Например, антитела, специфически связывающие карциноэмбриональный антиген, были конъюгированы с β-глюкуронидазой для превращения в опухоли неактивного глюкуронилдоксорубина в активный доксорубин, часто используемый в химиотерапии и запускающий клеточный суицид (см. **Апоптоз**).

**Абиотрофия.** От греч. частицы отрицания *a*, *bios* – *жизнь*, *trophe* – *питание* и *-ia* – *условия*. Скрытая аномалия органа или системы органов многоклеточного организма.

**Абиссальный.** От греч. abyssos – *бездонный*. Глубоководный (глубины морей и океанов от 3000 до 6000 м). Абиссаль характеризуется отсутствием солнечного света, высоким давлением, постоянной температурой, солёностью и плотностью воды (см. “**Экологическая зональность водоёмов**” в книге “Биологический энциклопедический словарь”, под редакцией акад. М. С. Гилярова, Москва, Советская энциклопедия, 1989).

**Аблактировка.** От лат. ab-lacto (ablactum) – *отнимать от груди*. Редко применяемый метод прививки, заключающийся в сближении привоя и подвоя, т. е. без отрезания привоя от исходного растения. Синоним – *метод сближения*.

**Абластический.** От греч. частицы отрицания “a” и blastos (blast) – *росток, побег, зародыш* (англ. an embryo). Не образующий зародыша или почек, неспособный к прорастанию.

**Аблация (абляция).** От лат. ab-latus – *удаление*. Ампутация, удаление конечности, иссечение органа (см. **Абсцизия, Экстирпация**).

**Аборальный.** От лат. ab – *от* и фр. oral < лат. os (oris) – *рот*. Расположенный с противоположной от ротового отверстия стороны. Например, аборальный скелет\*, аборальный отдел желудка или аборальные скелетные известковые пластинки у иглокожих (морских звёзд).

\*Основу аборального скелета составляют многочисленные мелкие пластинки, образующие общую скелетную сеть.

**Аборигены.** От лат. aborigines < ab origin – *от начала*. Первоначально, древние жители Лациума\*. 1. Коренное население страны, или какой-либо географической местности, обитающее в ней с давних пор. 2. Коренные виды организмов, которые также называются *автохтонами* (см. **Автохтоны**).

\*От Lazio – области в Центральной Италии с административным центром в Риме.

**Аборт.** От лат. aborior (abortus) – *преждевременное рождение* (преждевременные роды). Самопроизвольное выпадение (выкидыш) или искусственно вызванное прекращение беременности путём удаления (разрушения) плода или эмбриона из матки на сроках до достижения им жизнеспособности вне утробы (обычно до 12 недель, если операция проводится по желанию женщины, а на более поздних сроках – только по медицинским показаниям). Внебольничные аборты опасны для жизни и здоровья, и относятся к категории *криминальных*. Наиболее распространённый способ хирургического аборта – так называемый кюретаж (кюреттаж, curettage)\* – выскабливание слизистой оболочки матки с помощью кюретки – специальной ложечки с острыми краями. Вторым способом служит *вакуум-аспирация* – высасывание содержимого матки через специальный наконечник с помощью вакуумного насоса. Синоним – *эктрома* (от греч. ektroma).

\*От англ. curettage (curettement, curetment) – *выскабливание кюреткой* (curette) внутренней поверхности полости или канала с целью удаления патологически изменённых тканей (фиброзной капсулы или грануляций), а также для получения биопсийного материала.

**Абортивная инициация.** От лат. abortivus – *недоношенный, остановленный* и initiatio – *начало*. Начальная стадия транскрипции, в течение которой РНК-полимераза останавливается после включения нескольких первых нуклеотидов и затем начинает всё заново. Абортивная инициация протекает при нахождении РНК-полимеразы в пределах промотора и может повторяться несколько раз, прежде чем РНК-полимераза приступит к элонгации.

**Абортивный.** От лат. abortivus – *недоношенный, недоразвитый*, а также *обладающий свойствами плодоизгнания*. 1. Организм, недостигший завершённости в развитии, не полностью развитый, а также стерильный. 2. Рудиментарный. 3. Полученный в результате аборта (абортивный материал).

**Абортус.** От лат. abortus – *выкидыш* (изверг, извергнутый). Недоразвитый плод, полученный в результате самопроизвольного выкидыша или искусственного аборта.

**Абсанс.** От фр. absans (англ. absence) – *отсутствие*. Внезапная кратковременная потеря сознания, а также его отсутствие или помрачение. Явление, обычно характерное для приступов эпилепсии.

**Абстиненция.** От лат. abstinencia < abs-teneo (abstînaх) – *воздержанный*. Полное или частичное воздержание от пищи, лекарств, алкоголя и наркотиков, а также сексуальная депривация (вынужденное половое воздержание). При алкоголизме и наркомании метаболические сдвиги, возникающие в результате воздержания, приводят к тяжёлым страданиям (*синдром абстиненции, синдром отмены*).

**Абсцесс.** От лат. abscessus < abscedo – *обособлять*. Ограниченное скопление гноя, приводящее к некротической деструкции тканей в очаге поражения инфекцией, нередко сопровождающееся отёком. Иначе, обширный гнойник с полостью, гнойный нарыв.

**Абсцизины.** От лат. abscisum (abscido) – *отрезать, отсека́ть, разъединя́ть*. Производные *абсцизовой кислоты*. Гормоны растений, тормозящие рост стеблей и колеоптилей, и увеличивающие продолжительность периода покоя. Способствуют образованию отделительного слоя при опадении листьев (запускают апоптоз *отделительных клеток* черешка). Осенью накапливаются в семенах и почках. По химической природе представляют собой *изопреноиды* (*сесквитерпеноиды*, имеют эмпирическую формулу C<sub>15</sub>H<sub>24</sub>). Абсцизины, как и *гиббериллины* (*дитерпеноиды*), синтезируются из общего предшественника – *меваляновой кислоты*.

**Абсцизовая кислота\*.** От лат. abscisum – *отрезать, отсека́ть, разъединя́ть*. Соединение из класса изопреноидов. Относится к растительным гормонам и является представителем группы естественных

ингибиторов роста. Тормозит рост, регулирует процессы опадения листьев и осеннего увядания растений. Показано, что абсцизовая кислота ингибирует активность  $\alpha$ -амилазы в эндосперме ячменя, предварительно стимулированного гиббереллином, что указывает на её активность как антагониста гиббереллинов.

\*Впервые была выделена из незрелых плодов хлопчатника.

**Абсцизия.** От лат. abscisio – *отрезание, отсечение*. 1. Отсечение конечности, удаление органа, вырезка. Синонимы – *ампутация, экстирпация, эксцизия*. 2. Опадение листьев, или сбрасывание листы (см. **Апоптоз**).

**Абулия.** От греч. частицы отрицания *a* и *bule* – *воля*. Патологическая утрата воли, безволие. Отличается от слабоволия, часто вызванного неправильным воспитанием.

**Авастин.** От греч. частицы отрицания *a* и *vas* – *сосуд*. Противораковое средство. По химической природе представляет собой *нейтрализующее антитело*, направленное против рецептора фактора роста сосудистого эндотелия (Р-ФРСЭ, VEGF-R). В клинической фармакологии *авастин* – препарат, приготовленный на основе соответствующих моноклональных антител (МК-антител). Используется для подавления процесса ангиогенеза в опухолях, а также при других пролиферативных заболеваниях сосудов. Показано, что препарат не только разрушает сосуды, но и нормализует кровоток, упорядочивая локальное сосудистое русло опухоли. Поэтому введение в схему лечения цитостатиков (или лучевой терапии) резко повышает эффективность терапии солидных опухолей. Подобными эффектами обладает и препарат *рецептин*, блокирующий три основных типа рецепторов ФРСЭ. К сожалению, опухоли способны диверсифицировать (разнообразить) факторы ускорения ангиогенеза. Синоним – *бевацизумаб*.

**Авидин.** От лат. avis – *птица* и eidos – *сходство, вид* (внешний вид)\*. Яичный белок, вырабатываемый бокаловидными клетками яйцевода птиц под воздействием прогестерона.

Авидин образует комплекс с витамином Н (биотином), в результате чего биотин не усваивается организмом. Поэтому, с целью предотвращения дефицита биотина, следует употреблять в пищу только яйца, в которых белок полостью сварен.

\*Правильнее, *виды*, а также *род, сорт*.

**Авидность.** От лат. avidus – *жадность*. Основная характеристика иммунных сывороток, отражающая меру способности гетерогенной смеси антител связываться с полидетерминантным антигеном. Другими словами, *авидность* – усреднённая аффинность антител, отражающая прочность образующихся комплексов антиген/антитело. Низкая авидность антител может не обеспечить связывания антигенов при низких концентрациях антител или антигенов.

**Авикулярии.** От лат. *avicula* – *птичка* < *avis* – *птица*. Специализированные особи в колонии мшанок из группы *Ectoprocta*, внешним видом похожие на голову птиц. Отсюда и произведено название.

**Авирулентные мутанты.** От греч. частицы отрицания *a* и лат. *virulentus* – *ядовитый*. Бактерии или вирусы, утратившие в результате мутаций способность к инфекции (см. **Вирулентность**).

**Авифауна.** От лат. *avis* (*avis*) – *птица* и Фауна (Фавна)\*. Совокупность видов птиц, обитающих в каком-либо регионе. Синоним – *орнитофауна*.

\*Римская богиня плодородия, супруга бога Фавна (см. **Фауна**).

**Авиценна.** Латинизированное имя выдающегося таджикского врача, учёного и философа средневековья, жившего в Средней Азии и Иране (ок. 980–1037). Настоящее имя Абу Али Хусейн ибн Абдаллах ибн Сина. Наиболее значительный труд – “*Канон врачебной науки*”\* (в 5-ти частях), в котором он подвёл итог биологическим наблюдениям Аристотеля и медицинским представлениям Гиппократ и Галена, обогатив их опытом арабских и индийских врачей (см. **Гиппократ, Галеники**).

\*От греч. *κανον* – *норма, прямая палка*. Твёрдо установленное правило, или то, что традиционно.

**Автогамия.** От греч. *autos* – *сам*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. В общем смысле – способность к самооплодотворению (см. **Автофертильность**). Самоопыление у цветковых растений (например, у пшеницы и ячменя), при котором рыльце опыляется пылью своего же цветка.

**Автогенный.** От фр. *autogene* – *самородный* < греч. *autos* – *сам* и *γεναν* – *порождать*. Самостоятельно развившийся процесс, организм и т. д.

**Австралийский антиген.** Такое название получил антиген сывороточного гепатита (гепатита В), идентифицированный при помощи серологических тестов белков крови американским генетиком Барухом Бламбергом. Сыграл большую роль в вирусологических исследованиях гепатита.

**Автолиз.** От греч. *autos* – *сам* и *lysis* – *распад*. 1. Самопереваривание клеток и тканей под действием собственных лизирующих ферментов. Автолиз характерен для процессов метаморфоза, автотомии, инволюции матки после родов и инволюции половых желёз, а также для клеток злокачественных новообразований. Автолиз происходит также при воспалительных процессах и иммунологических реакциях, при некрозе повреждённых тканей (очаги омертвения) и при повреждении клеток различными цитотоксическими агентами. 2. Саморасщепление молекул протеаз за счёт собственной протеолитической активности. Синоним – *аутолиз* (см. **Аутолиз**).

**Автомутагены.** От лат. *autos* – *сам* и *мутагены*. Мутагены, возникающие в процессе метаболизма различных веществ

(чаще ксенобиотиков) в самом организме и оказывающие влияние на генетический аппарат клеток.

**Автополиплоидия.** От греч. autos – *сам*, poly – *много* и ploos – *кратный* и eidos – *внешний вид* (или ploid – *образ, набор хромосом*). Полиплоидия, при которой кратно умножается набор хромосом только одного вида.

**Автосплайсинг.** От греч. autos – *сам* и англ. splicing – *соединение внакрой, внахлёст, сращивание*. Способность интрона к самовырезанию из первичного транскрипта\*. Определяется автокаталитическими свойствами интронной последовательности (её способностью к формированию активного *рибозима*) (см. **Сплайсинг, Рибозимы**).

\*Молекулы пре-мРНК.

**Автостерильность.** От греч. autos – *сам* и лат. sterilitas – *бесплодие*. Неспособность пыльцы прорасти на рыльце своего цветка.

**Автотомия.** От греч. autos – *сам* и tome – *разрезаю*. Способность некоторых видов животных самостоятельно отделять часть тела. Классическим примером является отделение части хвоста у некоторых видов ящериц при нападении хищников. Многие виды офиур способны произвольно отбрасывать один из лучей при раздражении или в случае опасности. Из-за высокой способности офиур к регенерации недостающий луч впоследствии восстанавливается. Автотомия характерна и для голотурий (морских “огурцов”).

**Автотрофия\***. От греч. autos – *сам* и trope – *пища* (питание). Способность бактерий усваивать CO<sub>2</sub> из воздуха (см. **Литоавтотрофия**). Термин относится и к разделу “фотосинтезирующие растения”.

\*Термин ввёл в 1897 г. немецкий физиолог растений Вильгельм Пфеффер (1845–1920).

**Автотрофы.** От греч. autos – *сам* и trope – *питание*. В буквальном смысле, “самопитающиеся” организмы. К ним относятся организмы, способные за счёт фотосинтетических или хемосинтетических процессов усваивать неорганические вещества и создавать органические соединения (прежде всего углеводы из CO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O). Автотрофы обнаруживаются только в царстве растений и среди прокариот (бактерии фото- и хемосинтетики).

**Автохория.** От греч. autos – *сам*, choreo – *продвигаюсь* (chore – *место*) и -ia – *условия*. Способ распространения плодов и семян самим растением без участия внешних факторов. Растения, самостоятельно рассеивающие плоды и семена без участия ветра, воды или животных называются *автохорами*. Разновидность автохории – *барохория* (см. **Барохория**).

**Автохтоны.** От греч. autochthon – *местный, коренной* < auto – *сам* и chthon – *земля*. Растительные и животные организмы (включая человека)\*, возникшие в процессе эволюции в данной местности, или давно в ней обитающие и живущие в настоящее время. Другими словами, автохтоны – коренные обитатели, т. е. организмы, не выходящие

за пределы своего возникновения. Классическим примером могут быть рыжие кенгуру, обитающие только в Австралии. Синоним – *aborигены*.

\*Согласно последним представлениям в антропоархеологии считается, что происхождение человека современного анатомического типа носит *полицентрический* характер и современное человечество представлено популяциями людей, произошедшими от нескольких географически удалённых друг от друга *автохтонных* популяций человека разумного. При этом антропологи выделяют четыре подвида (таксона) людей. Так в Африке сформировался *Homo sapiens africanensis*, в Европе – *Homo sapiens neandarthalensis*, на востоке Азии – *Homo sapiens orienthalensis*\*\* и в Сибири – *Homo sapiens althaiensis*. В то же время не следует забывать, что человек возник и развивался не сам по себе, а как составной элемент среды (см. **Полицентрическая (мультирегиональная) концепция происхождения человека, Неандертальцы, “Древняя” ДНК**).

\*\*От лат. *orientalis* – *восточный* < *oriens* – *восток*.

**Автофертильность.** От греч. *autos* – *сам* и лат. *fertilis* – *плодоносный, плодородный, плодовитый*. Способность организмов к самооплодотворению, например, самоопыление растений и самооплодотворение гермафродитных форм червей (некоторые виды плоских и ленточных червей) (см. **Автогамия**).

**Агамия.** От греч. *agamos* – *безбрачный* (от частицы отрицания *a*, греч. *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*). Буквально, отсутствие пола.

**Агамные виды.** От греч. *agamos* – *безбрачный*. В буквальном смысле – *безбрачные* виды, т. е. виды, размножающиеся бесполом путём (без оплодотворения). К агамным видам относятся различные виды низших животных и растений, особи которых связаны общим происхождением.

**Агамогенез.** От греч. *agamos* – *безбрачный* и *genesis* – *происхождение*. Бесполое размножение (размножение без оплодотворения). Синоним – *агамогония*.

**Агамогония.** От греч. *agamos* – *безбрачный* и *gone* – *семя*. Бесполое размножение. В простейшем случае агамогония осуществляется путём деления клетки (на две равные клетки или на большее число клеток). Другим видом агамогонии является *почкование* (отделение от материнского организма небольшой его части).

**Агар (агар-агар).** От малайск. *agar-agar* – *водорослевый желатин*. Смесь высокомолекулярных полисахаридов (агарозы и агаропектина\*), содержащихся в некоторых морских водорослях (роды *Gelidium*, *Gracilaria*, *Ahnfelcia*). В России агар получают из багряной (красной) флоридеевой водоросли *анфельции* (*A. plicata*), произрастающей в Белом и Баренцевом морях. Из черноморской багряной водоросли *филлофоры* (*Phyllophora nervosa*) добывают *агароид* и *агароидин*. Агар является природным гелеобразователем. Растворяется в воде только при нагревании, а при охлаждении водных растворов образует студень

(гель). Используется в качестве основы для получения твёрдых питательных сред в микробиологии, а также в пищевой промышленности (приготовление мармелада, желе, пастилы) (см. **Агароза**).

\*Агаропектин представляет собой цепочки, образованные остатками D-галактопиранозы, некоторые из которых этерифицированы серной кислотой.

**Агарициновая кислота.** От греч. agarikon – *грибы* (пластинчатые). Соединение ( $\alpha$ -гексадециллимонная кислота), получаемое из пластинчатых грибов (гименомицетов). Обладает обезвоживающими свойствами.

**Агароза.** От малайск. agar-agar и суффикса “оза”, указывающего на то, что это сахар. Водорастворимый полимер галактозы (Gal), состоящий из остатков D- и L-галактозы. Агарозу получают из красных водорослей и используют для приготовления гелевой основы питательных сред (агар-агара) (см. **Агар**).

**Агглютинация.** От лат. ag-glutinatio – *склеивание, приклеивание* < gluten – *клей*. Процесс агрегации клеток с помощью растительных *лектинов*, антител, вирусов (см. **Лектины**).

**Агглютинины.** От лат. ag-glutino (ag-glutinare) – *склеивать, приклеивать* (англ. agglutination – *склеивание*). 1. Общее название белков, относящихся к группе гликопротеинов и способных специфически связываться с углеводными остатками других гликопротеинов и гликолипидов\*. Основное количество агглютининов представлено белками-лектинами. Участвуют в разнообразных физиологических процессах, протекающих в организме, как позвоночных, так и беспозвоночных животных, например, насекомых. Выделяют также группу растительных лектинов-агглютининов (см. **Лектины**).

\*В результате чего агглютинины вызывают склеивание клеток, например, эритроцитов.

**Аггравант.** От лат. aggravatio (ad+gravo) – *делать тяжелее, отягощать*. Симулянт, притворяющийся больным. Человек, симулирующий заболевание с определённой целью. Синоним – англ. *malingerer*.

**Аггравация.** От лат. aggravatio – *утяжеление* < gravis – *тяжёлый, тяжкий, серьёзный*. Умышленная симуляция заболевания, преувеличение больным человеком своих страданий.

**Агенезия.** От греч. частицы отрицания *a*, genesis – *начало, происхождение, продукция* и *-ia* – *условия*. Порок развития, характеризующийся отсутствием или недоразвитостью какого-либо органа, а также какой-либо анатомической структуры. Синоним – *аплазия*.

**Агенезия щитовидной железы.** Порок развития, характеризующийся недоразвитостью или полным отсутствием щитовидной железы (тиреоидная железа закладывается на четвёртой неделе эмбрионального развития человека). Эта аномалия раньше приводила к кретинизму, развивающемуся на фоне врождённого гипо-

или атиреоза\*. Раньше при врождённом кретинизме степень умственной отсталости была такой, что у кретинов не формировалась даже вторая сигнальная система, и они не научались говорить (см. **Кретинизм**).

Швейцарский хирург Теодор Кохер (Kocher, 1841–1917) первым предположил, что щитовидная железа вырабатывает какое-то гуморальное вещество, исчезающее при её хирургическом удалении, и предложил высушивать щитовидную железу животных, а полученный из неё порошок, давать нуждающимся пациентам. За эту идею он получил в 1909 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине\*\*.

\*В настоящее время все новорождённые дети проходят тотальный скрининг на врожденный гипотиреоз.

\*\*Интересно отметить, что номинацию по физиологии Альфред Бернхард Нобель (1833–1896) учредил в честь великого русского физиолога академика Ивана Петровича Павлова (1849–1936).

**Агент.** От нем. Agent – *действующий* < лат. agens – *выразительный, сильный, живой*. Действующая причина, то, что вызывает те или иные явления или процессы. В микробиологии, *болезнетворный* (инфекционный) *агент* – возбудитель, вызывающий заболевание.

**Агидротическая дисплазия.** От греч. частицы отрицания *a* и *hydor* – *вода*, *dys* – частица, обозначающая *нарушение* и *plasia* – *рыхлый, взрыхлённый* (*plasis* – *образование*). Нарушение образования потовых желёз. Неравномерное их отсутствие на теле у женщин. Результат *лайонизации* X-хромосомы (см. **Компенсация дозы генов, Лайонизация**).

**Агликон.** От греч. частицы отрицания *a* и *glykys* – *сладкий*. Буквально, “не-сахар”. Составная часть молекулы гликозида, соединённая с циклической формой моно- или олигосахара через гликозидную связь. Несмотря на название, гликозиды часто обладают горьким вкусом и специфическим ароматом (см. **Гликозиды, Гормезис, Антифиданты**).

**Агломерация.** От англ. agglomeration – *скопление* (лат. agglomera – *накопляю, присоединяю*). В микробиологии, образование микроорганизмами (бактериями, вирусами) взвешенных в жидкостях скоплений.

**Агломерины (агломерины).** От лат. agglomera – *накопляю, присоединяю*. Белки плазмы крови из группы глобулинов, ускоряющие оседание эритроцитов, или СОЭ (скорость оседания эритроцитов), за счёт усиления их агрегации\*. Повышение СОЭ вызывают многие лекарственные препараты, например, стероидные гормоны *эстрогены* и *глюкокортикоиды*.

\*В прошлом явление оседания эритроцитов обозначали понятием РОЭ (реакция оседания эритроцитов).

**Агматин.** Токсический амин (из группы птомаинов) – продукт бактериального декарбок্সилирования аргинина в кишечнике.

**Агнаты.** От греч. частицы отрицания *a* и греч. gnathos (gnathion) – *челюсть*. Преимущественно вымершая обширная группа бесчелюстных

рыбообразных хордовых животных. Из современных представителей к агнатам относятся *миноги* и *миксины*.

**Агнатия.** От греч. частицы отрицания *a* и *gnathion* – *челюсть*. Тяжёлый врождённый порок – отсутствие нижней челюсти (мандибулы).

**Агнация.** От англ. *agnate* – *родственник по мужской линии*. Термин для обозначения родства по мужской линии.

**Агонисты.** От греч. *agonistikos* – *способный к борьбе, соперник*. Химически активные соединения (синтетические лиганды), вызывающие тот же эффект, что и природные регуляторы\* (гормоны, медиаторы, нейромедиаторы). Агонисты гормонов – вещества, способные имитировать действие природных гормонов. Например, синтетические оральные контрацептивы представляют собой агонисты эстрогенов и прогестерона. Агонисты в ЦНС – молекулы, которые связываются с мембранными рецепторами постсинаптических нейронов и повышают вероятность их разряда (см. также **Антагонисты**).

\*Агонисты усиливают действие природных регуляторов. Так L-ДОФА (L-ДОПА) усиливает действие дофамина, а добутамин – адреналина (см. **Адреномиметики**, **Дофамин**).

**Агонисты обратные.** Лиганды, связывающиеся с неактивными формами рецепторов, и приводящие к их подавлению.

**Агранулоцитоз.** От греч. частицы отрицания *a*, лат. *granulum* – *зернышко* и *kytos* – *клетка*. Наиболее тяжёлая форма *лейкопении* – патологического снижения числа лейкоцитов крови (*гранулоцитов*), приводящая к резкому снижению защитных сил организма (см. следующий термин, похожий, но с иным смыслом).

**Агранулоциты.** От греч. частицы отрицания *a*, лат. *granulum* – *зернышко* и *kytos* – *клетка*. Общее название лейкоцитов крови, не содержащих в цитоплазме гранул, выявляемых обычными методами окраски. К *агранулоцитам* относятся моноциты и лимфоциты.

**Агрекан.** От фр. *agregger* < лат. *aggregare* – *соединять, присоединять* и *гликан*. Протеогликан внеклеточного матрикса (ВКМ), с коровым пептидом которого соединено большое количество боковых “хвостов” гликозаминогликана (ГАГ), в результате чего молекула внешне напоминает “ёршик”. При участии линкерных белков связывается с молекулами гиалуроновой кислоты (гиалуронаном) и образует в хрящевой ткани крупные комплексы (*агрегаты*) с волокнами коллагена II-типа, откуда и получил своё название (см. **Протеогликаны**).

**Агресомы.** От фр. *agregger* < лат. *aggregare* – *присоединять, присовокуплять* и *soma* – *тело*. Специальные образования в цитозоле клеток, в которых накапливаются и агрегируют (слипаются) неправильно свернувшиеся белки, предназначенные для деградации.

**Агрессивность.** От лат. *aggressio* – *нападение*. В этологии\* считается, что агрессия у животных необходима для завоевания самки и защиты потомства, а при определённых условиях и для завоевания и защиты жизненного пространства. У человека агрессивность – признак

асоциального поведения, обусловленный повреждением гена моноаминоксидазы А (МАО), локализованного в X-хромосоме\*\* (в связи с гемизиготностью характерен больше для мужчин). Экспериментально показано, что мыши, у которых удалён ген МАО, очень агрессивны. Агрессивность и асоциальное поведение также коррелируют с анеуплоидией по Y-хромосоме (при кариотипе XYU, XYUU, обеспечивающем сверхмаскулинизацию). Причиной увеличения агрессивности для многих видов животных (включая и человека) является уменьшение жизненного пространства и количества доступной пищи, что хорошо продемонстрировано в экспериментах на саранче, у которой с нарастанием численности популяции изменяется внешность (анатомия), физиология и поведение\*\*\*. При агрессивном поведении у животных в крови нарастает содержание кортизола\*\*\*\* и тестостерона (у самцов), и снижается число лимфоцитов. Одновременно начинает возрастать уровень “плохого” холестерина, связанного с липопротеинами низкой плотности, что способствует формированию внутрисосудистых бляшек и провоцирует коронарную недостаточность (у человека работает тот же механизм!). В то же время, несмотря на неблагоприятное влияние агрессивного поведения на состояние здоровья, для некоторых видов животных оно может давать определённые эволюционные преимущества. Так у американских птиц-сиалий (*Sialia mexicana*) обнаружены две различные группы сыновей в потомстве. Одну группу составляют не агрессивные сыновья-самцы, не способные бороться за гнёзда-дуплянки с другими видами. Они не покидают семью в течение нескольких лет и помогают родителям выхаживать потомство (так называемый *кооперативный тип размножения*). Эти сыновья обычно и наследуют дуплянку. Другую группу образуют очень агрессивные сыновья-самцы, способные бороться за гнёзда-дуплянки с родственными видами птиц. Такое поведение способствует их расселению по границам ареала, расширяя его и вытесняя другие виды, гнездящиеся в дуплах. Как только границы популяции устанавливаются и конкуренция снижается, естественный отбор начинает снижать и агрессивность поведения самцов, которое теряет свои селективные преимущества.

\*Со времён Конрада Лоренца (K. Lorenz, On Agression, London, 1966).

\*\*У человека, как и у макака обнаружены две версии гена – короткая слабая и длинная активная. Люди с короткой версией гена МАОА легче срываются в ситуациях проигрыша и неудовлетворённости. Однако проявление короткой версии гена все же регулируется средой и воспитанием. Существует образное высказывание – *природа заряжает пистолет, а среда спускает курок*. Истоки асоциального поведения лежат в ущербном детстве!

\*\*\*Хорошо известна возрастающая агрессивность леммингов при нарастании их численности. Исключение оставляют только общественные насекомые, такие как муравьи и термиты, у которых,

напротив, увеличение численности особей при необходимой достаточности пищи способствует выживанию семьи.

\*\*\*Кортизол, в свою очередь, увеличивает уровень катехоламинов в крови (см. Стресс).

**Агрессины.** От лат. *aggressio* – *нападение*. Общее название продуктов жизнедеятельности болезнетворных микроорганизмов, усиливающие их патогенность.

**Агрессология.** От лат. *aggressio* – *нападение* и *logos* – *наука*. Область медицины, включающая физиологию и патологию, изучающая состояние и поведение организма, подвергнутого любому виду агрессивного воздействия или вмешательства. К таковым относятся различные травмы (повреждения), перегрев или охлаждение, инфекции, хирургические операции и т. п. Однако не сами повреждения являются предметом интереса агрессологии (ими заняты хирурги и врачи других специальностей). Агрессия воздействует на организм на всех уровнях его организации – от молекул и клеток до поведенческих реакций и проявляется в изменениях метаболизма клеток, тканей и органов\*. Поэтому агрессология захватывает почти все биологические дисциплины и выходит далеко за рамки клинической реаниматологии\*\*.

\*Обнаружено, что огнестрельные ранения приводят к многочисленным соматическим мутациям в клетках.

\*\*“...несмотря на необходимость обширнейших знаний, лечение сводится часто к простым и немногочисленным процедурам. В некоторых случаях оказывается даже неудобным далеко идти за обоснованием совершенно простых и банальных методов”. Фр. физиолог Анри Лабори

**Адамантобласты.** От лат. *adamantum* – *твёрдый как сталь, несокрушимый* < греч. *adamant* – *алмаз* и *blastos* – *росток*. Клетки, формирующие эмаль растущих зубов.

**Адамбулакральный.** От лат. *ad* – *при, к* и *амбулакральный*. Скелетные пластинки в области ротового отверстия у морских звёзд, располагающиеся между амбулакральными пластинок.

**Адамсия\*.** Одиночный коралловый полип, живущий в симбиозе с раком-отшельником (см. **Актиния**).

\*По имени открывателя.

**Адаптация.** От лат. *adaptatio* – *приспособление*. 1. В общей биологии, результат различных биологических процессов, заключающийся в создании признаков (особенностей) наиболее выгодных для особи, популяции или вида, обитающих в конкретных условиях внешней среды. С эволюционной точки зрения может затрагивать любые признаки, но при этом любая форма адаптации имеет свой конечный срок. 2. В физиологии, снижение (корректировка) чувствительности организма или сенсорного органа (клетки) к повторяющимся стимулам.

**Адаптерные белки.** От лат. *adaptare* (*adapto*) – *приспособлять*. Составная группа белков, не обладающих ферментативными функциями, но отвечающих за специфичность ответа клетки на внешние регуляторные

воздействия. Эти белки связывают вместе сигнальные молекулы, работающие согласованно, и обеспечивают, тем самым, ответ клетки на внешние сигналы. Так, например, активация лигандом рецептора PDGF приводит к аутофосфорилированию его внутриклеточного домена. В свою очередь, последний активирует ряд адаптерных белков, таких как Shc, Grb2 и SOS, которые активируют ГТФазу, называемую Ras, а она активирует цепь сигнальных протеинкиназ  $\rightarrow$  RAF $\rightarrow$  MEK $\rightarrow$  ERK (MAP-киназы), которые активируют соответствующие транскрипционные факторы и запускают каскад реакций, называемый **ранним пролиферативным ответом клетки** (см. **G-белки, Самосборка**).

Условно можно выделить группу “заякоривающих белков” (anchor proteins, где anchor – *якорь*), которые связывают сигнальные молекулы с определёнными внутриклеточными структурами. Так белки, называемые АКАР\* и заякоривающие протеинкиназу А (РКА), обладают бивалентностью, т. е. имеют две “посадочные площадки” (см. “**Посадочные площадки**”). Одной связываются с R-субъединицей РКА, а другой с какой-либо специфической структурой, например, ядром, микротрубочками, актиновыми филаментами, Ca<sup>2+</sup>-каналами и т. д. Другая группа белков носит название scaffold proteins, где scaffold – *поддерживать, подпирать, нести на себе нагрузку*, которые образуют из нескольких сигнальных молекул мультифункциональные комплексы, например, предотвращающие MAP-киназы от “несанкционированных” и “неадекватных” действий.

\*АКАР – аббревиатура англ. понятия “**A kinase anchoring proteins**” – *белки, заякоривающие протеинкиназу А*.

**Адаптерные комплексы.** От лат. adaptare (adapto) – *приспособлять*, англ. complex < лат. complexus – *связь*. Белковые агрегаты (комплексы), состоящие из четырёх различных субъединиц, которые связываются со специальными сайтами на цитоплазматических доменах (“хвостах”) трансмембранных белков, относящихся к группе *карго*, и индуцируют образование клатриновой каймы мембранных ямок (см. **Карго**). Отдельные компартменты клетки содержат различные адаптерные комплексы.

**Адаптерные молекулы РНК.** От англ. adapter < лат. adaptare – *приспосабливать* (приспособлять). РНК-посредники при трансляции (переводе) четырёхбуквенного алфавита ДНК/РНК в двадцатибуквенный алфавит в процессе биосинтеза белков на рибосомах. Другими словами, молекулы транспортных РНК (тРНК), специфичные к аминокислотам и определённым кодонам матрицы (мРНК). (см. **Транспортные РНК (тРНК, tRNA)**). Синонимы – *трансфертные РНК, транспортные РНК (тРНК)*.

Блестящая идея адаптерных РНК принадлежит Френсису Крику (1957 г.). Интересно отметить, что мутации в генах тРНК относятся к группе “запрещённых” (летальных); поэтому гены тРНК практически одинаковые у всех организмов от *E. coli* до человека.

**Адаптивная биотерапия.** От лат. *adaptare* – *приспособлять*. Новейшее направление в антираковой терапии, использующее клеточную стратегию лечения, при которой взятые у пациента Т-лимфоциты культивируют *in vitro* в присутствии активирующих их лимфокинов (например, IL-2), а затем вновь возвращают в организм пациента.

**Адаптивная радиация.** От лат. *adaptare* – *приспособлять* и *radiatio* – *лучеобразное распространение*. Интенсивное формообразование при снижении интенсивности отбора, например, в случае завоевания видом нового места обитания. В результате на какой-то период времени такой вид оказывается вне конкуренции и из этого вида на одной территории образуется большое количество новых видов, занимающих разные экологические ниши\*. Так, в настоящее время известно 19 видов пингвинов, а также более 50-ти вымерших форм.

\*В качестве классических примеров можно привести дарвиновских вьюрков с Галапагосских островов (14 видов) с их разнообразными по форме и размерам клювами, в зависимости от того к какой пище приспособились птицы, или рыб цихлид из озера Виктория в Восточной Африке, в котором обитает более 500 видов. (Цихлиды – самое разнообразное семейство, к нему относится более 2,5 тысяч видов рыб, различающихся по форме и размерам тела (от 2,5 см до 1 м), окраске, поведению и пищевым пристрастиям. Для каждого типа пищи (от водорослей до чешуи рыб) в озере существует свой вид, приспособленный к её поеданию. Интересно отметить, что у цихлид имеется странная анатомическая особенность, присущая только им, – вторая пара челюстей, расположенных в глотке. Возможно, что это позволяет им избегать риски, возникающие при узкой пищевой специализации.)

**Адаптивность.** От лат. *adapto* – *прилаживаю* (*adaptare* – *приспособлять*). Способность к приспособлению, приспособляемость.

**Адаптины.** От лат. *adapto* – *приспособлять, прилаживать* и *protein* – *белок*. Индивидуальные субъединицы адаптерных комплексов, расположенные сразу за цитоплазматической мембраной (в цитозоле), узнающие *сигнальный домен интернализации рецептора*, обнажающийся после связывания лиганда со своим рецептором. Запускают процесс поглощения (удаления с клеточной поверхности) лиганд-рецепторного комплекса. Активируют инвагинацию мембраны (образование мембранной ямки и клатриновой каймы окаймлённого пузырька или везикулы) (см. **Клатрин, Окаймлённые везикулы (пузырьки)**). В различных клетках обнаружено множество адаптинов. Синоним – *адаптиновые субъединицы*.

**Адвентивный.** От лат. *adventicius* – *извне приходящий, внешний*. Обычно в значении, пришлый или чуждый.

**Адвентиция.** От лат. *adventicius* – *приходящий извне, внешний*.  
1. Наружная оболочка кровеносных сосудов (устар. термин “*extima*”).  
Образована в основном волокнистой соединительной тканью.

В адвентиции артерий и вен проходят питающие сосудистую стенку кровеносные сосуды (*vasa vasorum* – сосуды сосудов) и нервные волокна. 2. Соединительнотканые клетки, окружающие капилляры. 3. Наружный слой надкостницы.

**Адгезивность.** От лат. *adhaesio* – *прилипание, слипание*. Способность клеток непосредственно взаимодействовать друг с другом или с субстратом. За адгезивность отвечают поверхностные и интегральные структуры плазматической мембраны, такие как белки *интегрины, селектины*, а также гликокаликс и липопротеины (см. **Гликокаликс, Интегрины, Селектины**).

**Адгезивный контакт.** Контакт между соседними клетками, обеспечиваемый интегральными белками, взаимодействующими на цитоплазматической стороне с актиновыми филаментами (см. **Винкулин, Интегрины**). Синоним – *адгезивная бляшка*.

**Адгезия.** От лат. *adhaesio* – *прилипание, слипание*. В общем смысле сцепление поверхностей. 1. Способность клеток прилипать к поверхности субстрата, к внеклеточному матриксу или друг к другу. 2. Заживление (сцепление, слипание) раны. 3. Формирование спаек (фиброзных тяжей) между двумя серозными поверхностями (см. **Адгезия клеток**).

**Адгезия клеток.** Хорошо известно, что клетки одного типа “льнут” друг к другу (явление *когезии*). Если в культуре перемешать клетки, полученные из печени и почек, то они обязательно разделятся: клетки печени соберутся с клетками печени, а почек – с клетками почек. Клеточную адгезию обеспечивают белковые молекулы семейства *кадхеринов*. Адгезивность лежит в основе целостности тканей и органов и, наконец, самого организма (см. **Интегрины**). Опухолевые клетки обладают значительно более низкой адгезивностью, как между собой, так и с соседними нормальными клетками.

Английский цитолог Уоррен Льюис в 1922 г. писал: “*Если различные типы клеток утратят слипание друг с другом и с внеклеточными опорными структурами, наши тела сразу же распадутся и превратятся в огромные смешанные потоки из эктодермальных, мышечных, мезенхимных, энтодермальных, печёночных и многих других клеток*”.

**Аддукторы.** От лат. *ad-duco, ad-ductum, adducere* – *приводить*. Приводящие мышцы (мышцы, приводящие конечности к средней линии тела).

**Аддукты.** От лат. *ad-duco, ad-ductum* – *приводить, побуждать, склонять*. 1. Соединения с включениями канального типа\*. 2. Общее название молекулярных комплексов, образующихся при взаимодействии некоторых веществ, например, полициклических ароматических углеводов (ПАУ), образующих прочные ковалентные связи с ДНК и другими макромолекулами клетки. В процессах канцерогенеза в клетках возникают ДНК-, РНК- и белковые *аддукты* канцерогенов. Аддукты нарушают точное копирование генов, приводят к мутациям и другим изменениям в ДНК, способствующим образованию опухолей.

\*Другой тип соединений с включениями – *клатраты* (см. **Клатраты**).

**Аддуцин.** От лат. ad-duco – *приводить* и protein – *белок*. Белок спектринового цитоскелета, который формирует и поддерживает двояковогнутую форму эритроцита (см. **Спектрины**).

**Аделоморфный.** От греч. adēlos – *неопределённый, неясный* и morphe – *форма*. Неопределённой формы.

**Адельфогамия.** От греч. adelphi – *братья*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Скрещивание между особями, полученными в результате вегетативного размножения одного и того же материнского растения.

**Аденилатциклаза.** Интегральный мембранный белок-фермент класса *лиаз*, синтезирующий из аденозинтрифосфата (АТФ, АТР) “вторичный мессенджер” – циклический 3',5'-аденозинмонофосфат (цАМФ, сАМР). цАМФ – активатор различных клеточных протеинкиназ (например, киназы фосфорилазы печени). Аденилатциклаза активируется адреналином, глюкагоном и АКТГ. Инсулин и простагландины, напротив, подавляют её активность.

**Аденилирование.** Процесс химической модификации белков (ферментов) путём обратимого присоединения аденозинмонофосфата (АМФ, АМР).

**Аденоассоциированные вирусы (AAV).** Непатогенные вирусы, не вызывающие у человека явных инфекций, которые широко используются для создания векторов – носителей генно-инженерных конструкций при генной терапии. Обладают ещё одной привлекательной особенностью, минимизирующей риск побочных эффектов; они представлены несколькими серотипами (идентифицировано 11 разновидностей), каждый из которых обладает своей “тропностью”, т. е. предпочитает инфицировать клетки определённых тканей и органов. Так, например, серотип AAV8 инфицирует печень, а AAV9 – сердечную мышцу и мозг. Такие вирусные частицы могут встраивать свой геном в геном хозяйских клеток, что делает их привлекательными для целей генной терапии. Например, с использованием аденоассоциированного вектора создан и выпущен на рынок препарат под названием глибера (*Glybera*), использующийся для лечения редкой формы нарушения жирового обмена (семейного дефицита липопротеинлипазы) (см. **Вектор**).

**Аденовирусы.** От греч. aden – *железа\** и virus. ДНК-содержащие вирусы позвоночных (семейства *Adenoviridae\*\**). У человека вызывают обычно не тяжёлые острые респираторные заболевания верхних дыхательных путей (ангину, фарингит), часто сопровождающиеся *конъюнктивитами* (“красные глаза”), а при попадании в нижние отделы лёгких – бронхит и атипичную пневмонию. Возможно развитие гастроэнтерита и геморрагического цистита. Различные виды аденовирусов рода *Mastadenoviridae\*\*\** (аденовирусы млекопитающих) поражают также мышей, крупный рогатый скот и свиней. Некоторые виды аденовирусов способны вызывать саркому у новорождённых хомяков\*\*\*\*.

Выделяют также род *Aviadenovirus*, поражающих птиц (кур, индеек, фазанов, гусей и уток). Вирионы аденовирусов лишены внешней оболочки. Двадцатигранный (икосаэдрический) капсид состоит из 252 капсомеров, имеет диаметр от 70 до 90 нм и несёт *фибры* (короткие нити), выступающие на каждом конце всех вершин капсида, белок которых является типоспецифическим антигеном (известен 41 антигенный тип). Геном вируса представлен одной молекулой двухцепочечной ДНК с М.м. 20–29 × 10<sup>6</sup> Да, поздние гены которой кодируют не менее 10 структурных белков, а ранние гены транслируются в неструктурные ферментные белки цитоплазмы клетки-хозяина. Отличительной особенностью аденовирусных генов является их экзонно-интронная структура, и транскрибируемая РНК претерпевает сплайсинг. Белок (антиген) Е1А необходим аденовирусам для размножения внутри клетки, а антиген Е1b содержит большой и малый Т-антигены, которые блокируют р53-зависимый апоптоз клетки-хозяина. Репликация и сборка вирусных частиц осуществляется в ядрах инфицированных клеток, где они образуют плотно упакованные кристаллоподобные структуры (аденовирусный “белок смерти” разрушает ядерную оболочку). Выход новых частиц обеспечивается за счёт лизиса инфицированных клеток с предварительной разборкой цитоскелета при участии специального вирусного белка (у вируса также есть белок, который помогает ему освободиться из эндосом при заражении клетки после того как у вируса отваливаются под воздействием кислой среды поверхностные нити).

Начиная с 1990-х годов, аденовирусы широко использовались с целью конструирования векторов, применявшихся для адресной доставки целевых (резидентных) генов с терапевтическими целями при лечении некоторых неизлечимых заболеваний\*\*\*\*. Однако результаты пробных попыток не оправдали возложенные на генную терапию надежды. Некоторые попытки оказались даже трагическими, как, например, гибель семнадцатилетнего юноши по имени Jesse Gelsinger (США), страдавшего редким расстройством пищеварения. Неудача была связана с очень бурной реакцией иммунной системы, начавшей разрушать все инфицированные вектором клетки печени. Следует также отметить, что сконструированы штаммы аденовирусов, размножающиеся преимущественно в опухолевых клетках.

\*Префикс “адено” в названии указывает на сродство этих вирусов к железистой ткани.

\*\*Впервые выделены Роуэ и сотрудниками (Rowe W. P. et al., 1953) из культуры ткани миндалин и аденоидов, удалённых у детей. Часто сохраняются в латентной форме в области зева у детей.

\*\*\*От греч. *mastos* (*mazos*) – *грудь*.

\*\*\*\*По берегам Индийского океана у жителей распространён рак, локализующийся в области глотки (рак горла), возникновение которого также связывают с аденовирусами.

\*\*\*\*\*Для конструирования векторов из вирусов удаляют области, детерминирующие антиапоптозные белки.

**Аденогипофиз.** От греч. aden – *железа* и *гипофиз*. Передняя доля гипофиза – скопление железистых клеток эктодермального происхождения, секретирующих так называемые *тропные гормоны*. В аденогипофизе гистологическими методами выявлены три типа клеток: ацидофильные (окрашивающиеся кислыми красителями), базофильные (поглощают основные красители) и нейтрофильные, или *хромофобные* (не прокрашиваются никакими красителями). Передняя доля гипофиза вырабатывает шесть гормонов. 1. Гландотропные (действующие на другие эндокринные железы): АКТГ (адренкортикотропный гормон, или кортикотропин), действующий на кору надпочечников (стимулирует рост надпочечников и продукцию стероидов); ТТГ (тиреотропный гормон, или тиреотропин), действующий на щитовидную железу; ФСГ (фолликулостимулирующий гормон) и ЛГ (лютеинизирующий гормон), действующие на гонады (половые железы). 2. Эффекторные гормоны (гормоны системного, общего действия): ГР, СТГ (гормон роста, или соматотропный гормон); Пролактин, действующий на молочные железы и гонады (см. **Гипофиз**)

**Аденозин.** Нуклеозид – продукт конденсации аденина и *d*-рибозы. Входит в состав различных адениновых нуклеотидов (АМФ, АДФ, АТФ). Присутствует в продуктах гидролиза нуклеиновых кислот. Воздействуя на метаболитные рецепторы\*, играет роль нейромодулятора, оказывая тормозное влияние на ряд возбуждающих синапсов. Синоним – *рибофуранозиладенин*.

\*От греч. (metabo)le – *перемена, переход* и tropos – *поворот, изменение*. Рецепторы, влияющие на изменение метаболизма (см. **Метаболитные рецепторы**).

**Аденозинтрифосфат (АТФ, АТР).** Эфир фосфорной кислоты и аденозина (аденозин-5'-трифосфат), молекула которого содержит высокоэнергетические связи (обозначаются знаком ~). Непосредственный предшественник адениловых нуклеотидов в составе РНК и ДНК. Служит основным поставщиком и хранилищем энергии в клетке (универсальным переносчиком химической энергии). Образно его называют единой разменной “энергетической монетой”, или “жизненной силой”, используемой живыми клетками при молекулярных превращениях, протекающих с затратой энергии\*. Синтезируется в процессах *гликолиза* и полного окисления глюкозы в цикле трикарбоновых кислот. Основной принцип контроля, управляющий окислением и гликолизом, гениально прост: АТФ синтезируется только тогда, когда он необходим. При этом у большинства изученных клеток млекопитающих потенциальные возможности для генерации энергии намного превышают потребности этих клеток в энергии. АТФ также является медиатором в синапсах гладких мышц, образуемых метасимпатическим отделом вегетативной нервной системы. Его действие опосредуется пуриновыми рецепторами,

сопряжёнными с ионными кальциевыми каналами. Синоним – *аденозинтрифосфорная кислота*.

\*Центральную роль АТФ в энергетическом обмене показали в 1940 г. американские биохимики немецкого происхождения Фриц Альберт Липман (F. A. Lipmann, Нобелевская премия, 1953 г.) и Герман Мориц Калькар (H. M. Kalckar).

**Аденоид.** От греч. aden – *железа* и eidos – *сходство, вид*. Буквально, *похожий на железу* (образование с признаками, характерными для железы). Синоним – *аденоформный*.

**Аденоиды.** От греч. aden – *железа* и eidos – *сходство, вид*. Гипертрофированные в результате хронического воспаления носоглоточные миндалины.

**Аденокарцинома.** От греч. aden – *железа* и karkinoma – *раковая опухоль*. Опухоль, возникающая из эпителия железистых тканей (железистого эпителия).

**Аденома.** От греч. aden – *железа* и oma – *вздутие, опухоль, новообразование*. Доброкачественная эпителиальная опухоль с железистоподобной структурой. Развивается из клеток железистой ткани (ткани различных желёз – предстательной\*, молочной, клеток гипофиза и других желёз). Сохраняет структуру (строение) исходной железы. Один из типов полипов, локализованных в толстом отделе кишечника (ободочной и прямой кишке), имеющих характерную гистологическую структуру, также называются *аденомой* и являются источником *колоректального рака* (см. **Колоректальный рак**). Синонимы – *гиперплазия нодозная, гиперплазия аденоматозная*.

\*Аденома предстательной железы развивается у мужчин в возрасте старше 40–50 лет (у подавляющего большинства к 70 годам) в связи с гормональными изменениями в организме.

**Аденомер.** От греч. aden – *железа* и meros – *часть, доля*. Концевой отдел экзокринных желёз, формирующий и выделяющий секрет. Может быть в виде ацинусов (альвеолярные железы) или трубковидным (трубчатые железы) (см. **Ацинус**).

**Аденоматозный.** От греч. aden – *железа*, oma – *вздутие, опухоль* и -osis – *состояние, условие*. Напоминающий по строению аденому (см. **Аденома**).

**Аденоматозный семейный полипоз (FAP – familial adenomatous polyposis).** Наследственный аутосомно-доминантный синдром, проявляющийся уже в юные годы образованием в толстом отделе кишечника сотен и даже тысяч полипов, с последующим развитием, обычно к сорока годам, *колоректального рака*. Изучение предрасположенности к заболеванию в нескольких семьях с FAP привело к открытию в 5-ой хромосоме (сегмент 5q21) гена APC – гена-супрессора *аденоматозного полипоза ободочной кишки (colon)*. Ген кодирует довольно крупный белок (2843 аминокислотных остатка), локализованный в базально-латеральных частях плазматической мембраны эпителиальных

клеток, выстилающих кишечные крипты. Белок взаимодействует с рядом других белков, запускающих апоптоз зрелого кишечного эпителия, а также с многофункциональным белком  $\beta$ -катенином, регулируя его активность. При мутации гена APC белок перестаёт связываться с  $\beta$ -катенином, в результате чего подавляется клеточная адгезия и стимулируется пролиферация эпителия кишечных крипт (см. **Колоректальный рак, Крипты кишечные**).

**Аденоцит.** От греч. adēn – железа и kytos – клетка. Железистая клетка. Синоним – *гландулоцит*.

*“Природа работает только на основе  
небольшого количества основных принципов”.*  
Сент-Джёрджи (1893–1986)

**Ади́поз.** От лат. adipis (adeps) – жир и греч. -osis – состояние. Ожирение. Избыточное накопление жира (локальное или генерализованное). Увеличение содержания подкожного и *висцерального* (внутреннего) жира. Общеизвестно, что ожирение увеличивает риск заболеваний сосудов, главным образом сосудов сердца и мозга, и как следствие, инфаркта и инсульта, а также диабета II-типа (см. **Стеатоз**). Считается, что 25 % опухолевых заболеваний, включая колоректальный рак (рак толстой кишки), рак пищевода и почек провоцируются ожирением. Избыточный вес повреждает коленные суставы, а внутренний жир затрудняет дыхание и провоцирует изжогу. Кроме того, показано, что при ожирении увеличивается склонность к депрессиям, возрастает вероятность возникновения болезни Альцгеймера, нарушаются репродуктивные функции и сексуальное здоровье. Синонимы – *липоматоз, липоз*.

**Ади́покины.** От лат. adipos – жир и греч. kinema – движение. Пептидные тканевые гормоны (или, точнее, гормоноподобные соединения), передающие информацию в головной мозг и другие ткани о состоянии жировой ткани, и вызывающие локальные или системные эффекты в энергетической сфере организма. Адипокины регулируют метаболизм энергетических веществ (нейтральных жиров и жирных кислот), потребность организма в пище, а также пищевое поведение и поддержание нормальных запасов жира (массы тела). К адипокинам относятся гистогормоны *адипонектин* и *лептин* (см. **Адипонектин, Лептин**). Нарушение адипокиновой системы регуляции обмена веществ может приводить к развитию ожирения, или, напротив, к истощению (см. **Анорексия**).

**Адипонектин.** От лат. adipos – жир иnecto – вязать, связывать. Гормоноподобное вещество, продуцируемое клетками жировой ткани. Синоним – *“гормон удовольствия”*.

**Адипоциты.** От лат. adipos (adeps) – жир и греч. kytos – клетка. Жировые клетки, накапливающие нейтральные жиры и жирные кислоты.

Образуются из фибробластоподобных клеток (см. **Преадипоциты**). Избыточное образование адипоцитов и увеличение их размеров происходит при некоторых видах ожирения. Адипогенез запускается через  $\gamma$ -изоформу цитоплазматического рецептора PPAR\* (PPAR $\gamma$ ), который образует гетеродимер с рецептором ретиноевой кислоты и перемещается в ядро, где играет роль транскрипционного фактора. При избыточной продукции PPAR $\gamma$  в фибробластах запускается каскад реакций, приводящих к превращению их в адипоциты. В то же время первичный адипогенный сигнал принадлежит эндогенному лиганду PPAR $\gamma$ , роль которого играет простагландин PGJ<sub>2</sub>. В норме адипоциты поддерживают энергетический баланс и продуцируют гормоноподобные соединения *адипокины*, из которых наиболее известен *лептин* (см. **Адипокины, Липоциты, Лептин**). Синоним – *липоциты*.

\*Семейство рецепторов ретиноидных и тиреоидных гормонов. Аббревиатура PPAR образована от “**p**eroxisome **p**roliferator **a**ctivated **r**esceptor” – *рецептор, активируемый пероксисомным пролифератором* (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором**).

**Адкрустация.** От лат. ad – *к, при* (предлоги, указывающие на добавление) и греч. crusta – *корка*. Процесс, противоположный *инкрустации*. Поверхностное покрытие веществами, без *импрегнации* (без наполнения и пропитывания). Например, адкрустирующими веществами являются *бетулин* и *суберин* пробки (фелеммы). С помощью электронно-микроскопических методов показано, что субериновый слой наложен изнутри в виде тонкой ламеллы на первичную целлюлозную оболочку, что и обуславливает феномен опробковения клеток. Кутикулярные слои эпидермиса также формируются за счёт процесса адкрустации кутином, при этом они могут перемежаться слоями пектиновых веществ. В то же время, кутин может пропитывать ламеллы целлюлозы.

**Адкрустирующие вещества.** От лат. ad – *к, при* (предлоги) и греч. crusta – *корка*. Вещества, скапливающиеся (откладывающиеся) на поверхности различных типов растительных клеток, гифов грибов и клеток водорослей. Такие вещества образуют, например, кутикулярные наружные слои эпидермальных клеток и внутренние субериновые слои клеток перидермы (пробки). К адкрустирующим веществам относятся *кутины*, *суберины*, тритерпен берёсты *бетулин*, а также *спорополленины*, *растительные воска* и *пектины* (см. **Кутины, Суберины, Спорополленины, Инкрустация**).

**Адолескарии.** От лат. adolesco – *подростаю, увеличиваюсь* (англ. adolescent – *юношеский*). Последняя личиночная стадия у некоторых трематод\*, развивающаяся из *церкарии*, вышедшей из промежуточного хозяина (моллюска) и инцистирующей на водорослях или прибрежной траве (см. **Церкария, Цистогония**). Адолескария, попавшая с водой или пищей в тело окончательного хозяина (собака, кошка, копытные, человек), развивается во взрослого червя.

\*Например, у печёночной двуустки.

**Адолесцентный.** От англ. adolescent – *юношеский*. Период жизни в индивидуальном онтогенезе человека от начала полового созревания до завершения физического роста и половой зрелости. Синонимичные понятия – *пубертатный период развития, подростковый возраст, возраст полового созревания*.

**Адоральный.** От лат. ad – *при, к* и фр. oral < лат. os (oris) – *рот*. Расположенный около рта. Например, *адоральные* скелетные пластинки – парные боковые ротовые пластинки (щитки) у офиур.

**Адреналин.** От лат. adrenalis – *надпочечниковый* (надпочечный)\*, где приставка ad – *при* и ren, genes – *почка*. 1. Гормон мозгового слоя надпочечников из группы *катехоламинов* (относится к периферическим гормонам). 2. Синтезируется также, наряду с норадреналином, и в хромоаффинных клетках другой локализации (в клетках симпатoadреналовой системы). Образуется из предшественников – *дофамина* и *норадреналина* (см. **Дофамин**). Адреналин – главный регулятор энергетического метаболизма в мышцах и печени, а также медиатор реакций напряжения (борьбы) и защиты (или бегства), его выделение возрастает при стрессе и гипогликемии (см. **Гипогликемия, Стресс**). В то же время он играет роль нейромедиатора (как и норадреналин) в определённых типах синапсов в ткани головного мозга, а также в гладкой мускулатуре. Синонимы – *эпинефрин, симпатин*.

\*Гормон был впервые выделен из надпочечников в кристаллическом виде в 1901 г. английскими биохимиками Т. Олдридж и Л. Такаmine.

**Адренергический.** От лат. adrenalis – *надпочечниковый* и греч. ergon – *работа, действие*. 1. Относящийся к нейронам, использующим в качестве нейромедиатора *норадреналин* (нейронам, имеющим адренергические рецепторы). 2. Связывающийся с адренергическими рецепторами (если речь идёт о лекарственных средствах).

**Адреноблокаторы.** От лат adrenalis – *надпочечный* и нем. Blockade < итал. bloccata – *преграждённая*. Вещества, “выключающие” адренорецепторы. В зависимости от того, какой тип рецепторов подавляется, их подразделяют на  $\alpha$ - и  $\beta$ -адреноблокаторы. К первым относятся производные спорыньи (*эрготамин* и *редерган*) и *фенитрон*\*. Ко вторым – *анаприлин* (индерал), *антин*, *пронеталол*, *метапролол* и другие фармацевтические препараты.

\*Фенитрон активный *антагонист* гашиша (марихуаны) (см. **Анандамид, Каннабиноиды**).

**Адреногенитальный синдром.** От лат. adrenalis – *надпочечниковый* и genitale (genitalis) – *половые органы*. Аутосомно-рецессивное заболевание – врождённая гиперплазия надпочечников, приводящая к усиленной продукции корой надпочечников андрогенов. При адреногенитальном синдроме первично возникает недостаток кортизона, приводящий к резкому увеличению уровня АКТГ, что, в свою очередь, приводит к гиперплазии коры надпочечников. Повышенная

выработка половых гормонов у женщин приводит к псевдогермафродитизму и вирилизму, а у мужчин к усилению вторичных половых признаков. Поскольку заболевание врождённое, андрогенная стимуляция является слишком запоздалой процедурой для стимуляции зачаточных половых протоков, и *вирилизация* затрагивает лишь внешние половые органы.

**Адренкортикотропин (АКТГ, АСТН).** Адренкортикотропный гормон, тормозящий синтез ДНК в клетках надпочечников. Подобно другим пептидным гормонам осуществляет своё действие через рецепторы, расположенные на плазматической мембране. Различают: 1. Большой АКТГ – продуцируется некоторыми опухолями, биологически неактивен, превосходит по массе малый АКТГ. 2. Малый (или нормальный), физиологически активный АКТГ. Синоним – *адренотропин*.

**Адренолейкодистрофия, сцепленная с X-хромосомой (X-АЛД).** От лат. *adrenalis* – *надпочечниковый*, греч. *leukos* – *белый*, *dys* – *нарушение, расстройство*, *trophe* – *питание* и *-ia* – *условия*. Тяжёлое наследственное пероксисомное заболевание, обусловленное дефектом фермента лигноцерил-СоА-лигазы, ген которого локализован в коротком плече X-хромосомы (Xq28). (Заболевание, сцепленное с полом, поэтому им страдают в основном мальчики.) Характеризуется накоплением в клетках головного мозга и медуллярной (мозговой) доли надпочечников продуктов гидролиза жиров – длинноцепочечных жирных кислот (ЖКОДЦ\*), что, в конце концов, приводит к смерти. Первоначально болезнь выражается в резких перепадах настроения, затем нарушается координация движений и теряется слух и, наконец, наступают параличи, приводящие к смерти. Обычно болезнь начинает проявляться у мальчиков старше 4-х летнего возраста. Установлено, что двум третям пациентов с предрасположенностью к заболеванию (но без клинических проявлений) помогает масляная диета (останавливает развитие симптоматики), получившая название “масло Лоренцо” (“Lorenzo Oil”). В 2007 г. французскими учёными была предпринята успешная попытка генно-инженерного восстановления нормального липидного обмена у двух больных мальчиков путём внесения в стволовые клетки костного мозга нормального варианта гена лигноцерил-СоА-лигазы с помощью векторов-переносчиков, построенных на основе обезвреженного варианта ВИЧ (см. **Векторы**).

\*ЖКОДЦ – жирные кислоты с очень длинными цепями.

**Адренолитики.** От лат. *adrenalis* – *надпочечный* и греч. *lysis* – *ослабление, растворение*. Соединения, оказывающие действие, антагонистическое адреналину и норадреналину, а также другим *симпатомиметикам*.

**Адреномиметики.** От лат. *adrenalis* – *надпочечный* и греч. *mimētēs* – *подражатель*. Соединения, оказывающие действие, сходное с действием

*катехоламинов* (адреналина и норадреналина). Например, к адреномиметикам относится *добутамин*.

**Адренорецепторы.** Рецепторы, реагирующие на норадреналин, адреналин (симпатин).

#### **АДФ-рибозилирование (АДР-рибозилирование).**

Распространённая химическая модификация белков (в том числе гистонов), осуществляемая путём присоединения АДФ-рибозы (аденозиндифосфатрибозы) к остаткам глутамата и лизина, источником которой служит  $NAD^+$ . Гистоны могут быть моно- или олиго-АДФ-рибозилированы. Считается, что эта модификация ослабляет связь ДНК с гистонами и делает её более доступной для факторов транскрипции, а также белков, участвующих в процессах репликации и репарации. При этом в наибольшей степени модифицируется гистон H1.

**Адьюванты.** От лат. *adjuvare* (*juvo*) – *помогать, способствовать*. Вещества, повышающие активность вакцин, а также вещества, предсказуемо влияющие на действие активного начала в лекарствах. В иммунологии это вещества, повышающие иммуногенность протективных антигенов. В прошлом при создании вакцин использовали гидроокись или фосфат алюминия. В настоящее время используются вещества микробного происхождения (ПАМС)\* и их синтетические аналоги (липид А (MPL)\*\*, липопептиды, пептидогликан, минимальный компонент пептидогликана (МДР), тейхоевая кислота, флагеллины, синтетические олигонуклеотиды бактериальной ДНК и др.). Например, давно известный адьювант Фрейнда\*\*\* представляет собой коктейль из бактериальных стимуляторов (убитых микобактерий, используемых для увеличения иммуногенности у лабораторных животных), эмульгированных в минеральном масле (полный адьювант Фрейнда\*\*\*\*). Неполный адьювант Фрейнда содержит только антиген, находящийся в составе водно-масляной эмульсии. В российских вакцинах в качестве адьюванта часто используют биodeградируемый полимер *полиоксидоний* (азоксимера бромид)\*\*\*\*\*, обладающий иммуномодулирующим действием. В качестве адьювантов испытывают также физиологически активные молекулы эндогенного происхождения, такие как белки теплового шока и противовоспалительные цитокины (например, GM-CSF) и их комбинации.

\*Аббревиатура от словосочетания “патоген-ассоциированные молекулярные структуры”. Они распознаются Toll-подобными рецепторами дендритных и тучных клеток (см. **Toll-подобные рецепторы, Дендритные клетки**).

\*\*Использовали в составе вакцин против герпеса, гепатита В и гриппа.

\*\*\*По имени американского патолога Дж. Фрейнда (Freund J., 1890–1960).

\*\*\*\*Вызывает выработку организмом фактора *некроза опухолей альфа* (TNF- $\alpha$ ), разрушающего активированные иммунные клетки.

\*\*\*\*\*Сополимер N-оксида 1,4-этиленпиперазина и (N-карбоксиметил)-1,4-этиленпиперазиний бромида. Соединение напрямую воздействует на фагоцитирующие клетки (моноциты/макрофаги) и клетки-натуральные (естественные) киллеры. Например, этот адъювант входит в состав инактивированной антигриппозной вакцины.

**Азотфиксирующие бактерии.** Общее название различных групп бактерий, преобразующих атмосферный азот в аммиак. Подразделяются на клубеньковые, живущие в условиях внутриклеточного симбиоза, например, *Rhizobium*, и свободноживущие аэробные (*Azotobacter*) и анаэробные (*Clostridium*) бактерии, встречающиеся в почве и в воде, а также автотрофные микроорганизмы (*Rhodospirillum*). Синоним – *бактерии-фиксаторы* (см. **Нодуляция**).

**А-И-редактирование.** От англ. *A-to-I (adenosine-to-inosine) editing*. Феномен, состоящий в изменении нуклеотидной последовательности РНК-транскриптов в строго определённом месте (сайте) с аденина на инозит. В результате в кодируемом белке появляется другая аминокислота, и сам белок изменяется. Другими словами, появляется белок, изначально незакодированный в геноме. У большинства организмов, включая человека, такая форма преобразования транскриптов выражена незначительно. У человека А-И-редактирование РНК-транскриптов почти всегда происходит в *Alu*-повторах – элементах, находящихся в некодирующих последовательностях генома и имеющихся только у приматов (см. **Alu-повторы**). Особенно активно этот процесс происходит в нейронах головного мозга, что, как предполагают, обеспечивает формирование сложных нейронных сетей. Однако у головоногих моллюсков – осьминогов, кальмаров и каракатиц этот процесс изменения геномной информации на уровне РНК-транскриптов очень хорошо выражен. В 2017 г. американскими и израильскими учёными в совместной работе, опубликованной в журнале *Cell*, было сообщено, что обнаружены десятки тысяч сайтов в геномах головоногих моллюсков, в которых происходит А-И-редактирование РНК-транскриптов. В то же время у других мягкотелых (морской кораблик, морская улитка) уровень редактирования несравнимо ниже. Наиболее интенсивно процесс редактирования протекает у головоногих моллюсков в нейронах, что обеспечивает, как считают учёные, их выдающуюся сообразительность и изощрённый полиморфизм поведения при адаптации к изменяющимся условиям обитания (см. **Редактирование РНК**).

**Аиша.** Название первого гипотетического существа, вышедшего из водной среды на сушу примерно 540 млн. лет назад. Тело аиши не имело экзоскелета и было покрыто мягкой проницаемой кожей. Для дыхания в наружных покровах имелись специальные отверстия – дыхальца. Почти точная копия аиши – современные австралийские “бархатные черви” – живые ископаемые, представляющие собой нечто среднее между червями и насекомыми.

**Акантарии.** От греч. *akantho* (*akanthos*) – *колючка, шип*. Радиолярии. Класс простейших подтипа саркодовых (морские планктонные формы; обычные размеры 0,1–0,3 мм). Имеют минеральный скелет в форме 10 игл, диаметрально расположенных в разных плоскостях, в которых аккумулируют стронций в виде сульфата ( $\text{SrSO}_4$ ), и длинные псевдоподии (или аксоподии), обеспечивающие парение в толще воды. Отличаются огромным числом хромосом, у некоторых видов их число достигает 1000–1600.

**Акантозоиды.** От греч. *akantho* (*akanthos*) – *колючка, шип*, *zoon* – *животное* и *eidos* – *сходство, вид*. Одна из форм гидрантов (особей), внешне похожих на колючку, развивающихся на одном столоне у гидроидных полипов. Представляет собой пример полиморфизма, проявляющегося в пределах генетически однородной популяции (см. **Дактилозоиды**, **Трофозоиды**).

**Акантостега (Acanthostega).** От греч. *akantho* – *шип* и *stega* – *крыша*. Полурыба-полуживотное, вымершее 360 млн. лет назад, имевшее восьмипалые конечности, позволявшие *акантостеге* передвигаться (ходить!) по мелководью. Представляет собой существо, демонстрирующее переходный вариант от плавника рыбы к пятипалой конечности наземных животных. Возможно, что у акантостеги впервые заработали *хеджхог* гены (см. **Гены семейства хеджхог (Hedgehog)**). Система контроля развития пятипалых конечностей – это очень древняя система, которую обеспечивает морфоген “Ёжик Соник”, а нарушение его работы приводит к появлению детей с шестью пальцами (см. **Ген “Sonic hedgehog” (Shh)**).

**Акантоцит.** От греч. *akantho* – *шип* и *kytos* – *клетка*. Эритроцит с шиповидными выростами.

**Акантоцитоз.** От греч. *akantho* – *шип*, *kytos* – *клетка* и *-osis* – *состояние, условие*. Изменённая форма поверхности клеток. Наблюдается при синдроме Бассена-Корнцвейга (*абеталипопротеинемии*) (см. **Синдром Бассена-Корнцвейга (Bassen-Kornzweig)**). Синоним – *акантоз*.

**Акапния.** От греч. частицы отрицания *a*, *karnos* – *дым* и *-ia* – *условия*. Отсутствие двуокиси углерода в артериальной крови. Возможны также состояния *гипокапнии* и *гиперкапнии*.

**Акариформные клещи.** От греч. *akari* – *клещ* и лат. *forma* – *внешний вид*. Отряд высших клещей, тело которых делится на *протеросому* и *гистеросому*. Включает семейства и надсемейства амбарных, волосяных, водяных, галловых, панцирных, паутиных, перьевых, чесоточных и др. клещей.

**Акарология.** От греч. *akari* – *клещ* и *logos* – *учение*. Раздел зоологии беспозвоночных, изучающий сборную группу паукообразных, в том числе клещей.

**Акариоцит.** От греч. частицы отрицания *a* и *karyon* – *ядро ореха* (ядро клетки). Безъядерная клетка (англ. *acaryocyte*).

**Акарициды.** От греч. *akari* – клещ и лат. *caedere* – убивать. Химические препараты, используемые для уничтожения клещей.

**Аквапорины (AQP)\*.** От лат. *aqua* – вода, греч. *poros* – проход, отверстие и *protein* – белок. Трансмембранные канальные белки (суперсемейство транспортных интегральных белков), обеспечивающие селективное прохождение воды и некоторых растворённых молекул\*\* через плазматическую мембрану. Аквапорины – это высококонсервативные тетрамерные белки, состоящие из четырёх идентичных мономеров, присутствующие во всех клетках – от бактерий до млекопитающих и человека. Например, в плазматической мембране эритроцитов содержится около  $2 \times 10^5$  молекул AQP-1 на клетку. В нефронах почек присутствуют 7 различных аквапоринов. Активность аквапорина AQP-2, локализованного в эпителии почечных канальцев, стимулируется вазопрессином (см. **Вазопрессин**). Аквапорины также содержатся во внутриклеточных везикулах (AQP-6 в почках и AQP-8 в тонкой кишке).

\*Аквапорины были открыты Питером Эгром (P. Agre).

\*\*Некоторые аквапорины пропускают глицерин (например, AQP-7 из плазматической мембраны адипоцитов), а также мочевины или анионы ( $> Cl^-$  и  $NO_3^-$ ).

**Акворин.** От названия гидромедуз рода *Acquorea* и греч. *protein* – белок. Фотопротеин, похожий по своим свойствам на фотопротеин *обелин*.

**Акинеты.** От греч. *akinetos* – неподвижный. Обездвиженные клетки (экзоспоры) некоторых нитчатых цианобактерий (например, *Anabaena* и *Cylindrospermum*), а также нитчатых зелёных водорослей, возникающие при дефиците источников питания и энергии. Представляют собой крупные пигментированные покоящиеся формы, сохраняющие, в отличие от спор, метаболизм и относительно высокую интенсивность дыхания. Образуются (дифференцируются) из вегетативных клеток. Покрываются толстой оболочкой, которая, в отличие от оболочки истинных спор, образуется непосредственно из оболочки клетки, а не внутри неё. Акинеты богаты запасными веществами (гликогеном, полифосфатами, а у цианобактерий и цианофицином) и служат для переживания неблагоприятных условий жизни (холода или засухи).

**Аккомодация.** От лат. *accommodatio* – приспособление  $< commodus$  – удобный. 1. В общем смысле аккомодация – это приспособление к чему-либо (физиологическое, гистологическое), например, аккомодация глаза – приспособление к ясному видению предметов, находящихся на разных расстояниях, путём точной фокусировки изображения на сетчатке. Достигается перемещением хрусталика (земноводные, пресмыкающиеся) или изменением его кривизны (птицы, млекопитающие). 2. В электрофизиологии – явление, при котором ответы возбудимой ткани на раздражение исчезают по мере снижения крутизны нарастания порогового тока.

**Акме.** От греч. акме – *высшая точка, вершина, острё*.  
1. Кульминация болезни. 2. Наивысшая точка проявления какого-либо симптома.

**Акне\*.** От лат. acne < греч. акме – *вершина*. Термин возник как результат ошибки копирования и означает *угри*, или, вообще, различные формы поражения воспалительного характера сальных желёз (кожно-волосных фолликулов). Акне лечится производными витамина А, в частности, *акутаном\*\**.

\*По одной из версий термин ввёл придворный врач византийского императора Юстиниана I.

\*\*Acutane (accutane). От лат. ac (ad) – приставка, обозначающая *присоединение, близость* и cutis – *кожа*. Препарат запрещён для применения при беременности. У беременных женщин вызывает спонтанные аборт, а также различные аномалии в развитии лицевого черепа, ЦНС и сердца у плода.

**Аконитин.** Высокотоксичный алкалоид-антифидант (*ацетилбензоилаконин*), содержащийся в корневище борца, или аконита (*Aconitum*)\*; особенно много аконитина в *Aconitum napellus*. Применяют исключительно как наружное средство при лечении воспалительных заболеваний суставов (см. **Антифиданты**).

\*Многолетние травы семейства лютиковых (*Ranunculus*) с клубневидными корнями и рассечёнными листьями.

**Акорин.** Дубильное вещество, получаемое из корневища аира (*Ascorus*), откуда и произведено название. Используется в клинической практике как горечь и лёгкое желчегонное средство, стимулирующее аппетит.

**Акральный.** От греч. акрон (akros) – *вершина конечности*. Буквально, кончик. Конечный участок пальцев рук, ног, мочек ушей.

**Аккреция.** От лат. accretio – *приращение, прибавление*. Рост, прирост, приращение путём увеличения числа слоёв. Аккреционный рост.

**Акразин.** Общее название\* некоторых химических аттрактантов. Акразин первоначально был обнаружен при изучении клеток миксомицетов вида *Dictyostelium discoideum* (сами миксомицеты *Dictyostelium* относятся к отряду *Acrasiales*). Акразин является диффундирующим фактором, вызывающим положительный хемотаксис и агрегацию одиночных миксамёб плесневых грибов миксомицетов в процессе формирования плодового тела. С химической точки зрения акразин *Dictyostelium discoideum* представляет собой нуклеотид цАМФ (сАТР) – циклический 3',5'-АМФ, а акразин *Polysphondilium violaceum* – дипептид *глорин* (см. **Глорин**).

\*Название получил от имени колдуньи Акразии (*Acrasia*) из аллегорической поэмы “Королева фей” англ. поэта Эдмунда Спенсера (1552?–1599), которая привлекала к себе людей и превращала их в животных (название было дано Джоном Тайлером Боннером (J. T. Bonner) из Принстонского университета, США).

**Акридиновый оранжевый.** Интеркалирующий флуоресцентный краситель основной природы. В клеточной биологии применяется для выявления нуклеиновых кислот (см. **Акридины**).

**Акридины.** От лат. *acris* < *acer* – *едкий, острый* и *eidos* – *сходство, вид*. Химические соединения (производные *дибензотиридина*), обладающие мутагенным действием. Приводят к образованию “вставок” или, напротив, делеций отдельных нуклеотидов. Оказывают раздражающее действие на кожу и слизистые оболочки.

**Акрихин-иприт.** Флуоресцирующий алкилирующий агент, использующийся для выявления Q-сегментации (Q-полос) в фиксированных митотических хромосомах. Свойства агента легли в основу метода дифференциального окрашивания хромосом, позволяющего выявлять в них сегменты, или поперечные полосы – бэнды\*. Акрихин-иприт связывается с гетерохроматиновыми районами хромосом, обогащёнными А–Т-парами. Синоним – *квинакрин* (см. **Квинакрин**).

\*От англ. *band* – *тесьма, лента, полоса*. При облучении УФ-светом хромосом, обработанных акрихин-ипритом, проявляются поперечные светящиеся полосы, которые называют *Q-полосами*, а сам метод получил название *Q-окраска*. Метод впервые предложил шведский цитолог Касперссон с соавторами (Т. Caspersson et al., 1968).

**Акрогамия.** От греч. *акрон* – *вершина* (*akros* – *конечность*), *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Проникновение пыльцевой трубки внутрь семязачатка при оплодотворении через микропиле. Синоним – *порогамия*.

**Акрозин.** От греч. *акрон* – *вершина* (*akros* – *конечность*) и *энзим*. Сериновая протеаза сперматозоидов, содержащаяся в *акросоме* (см. **Акросома**). Способствует проникновению сперматозоида в яйцеклетку при оплодотворении.

**Акромегалия.** От греч. *акрон* – *вершина* (*akros* – *конечность*), *megalon* – *большой* и *-ia* – *условия*. Эндокринное заболевание, характеризующееся прогрессивным увеличением размеров (*акральным* ростом) кистей, стоп, нижней челюсти, зубов, грудной клетки и внутренних органов, вследствие повышенной секреции гипофизом соматотропного гормона (гормона роста), продолжающейся после периода закрытия *эпифизов* трубчатых костей. Избыток обычно обусловлен ацидофильной опухолью передней доли гипофиза. Акромегалия также сопровождается метаболическими расстройствами, поскольку гормон роста обладает диабетогенным эффектом\*. Интересно отметить, что акромегалия, судя по портретам, была у Чжу Юань-Чжана – основателя китайской династии Мин (XIV век).

\*Гормон роста является антагонистом инсулина и вызывает гипергликемию в результате снижения периферической утилизации глюкозы, а также её повышенной продукции печенью за счёт усиления *глюконеогенеза*. Тем самым гормон роста защищает ЦНС от возможной

гипогликемии, возникающей, например, при голодании или тяжёлой физической работе.

**Акромеланизм.** От греч. акрон – *вершина* (akros – *конечность*) и melas – *чёрный*. Характер окраски у животного, при которой наряду со светлой шкурой наблюдаются тёмные кончики лап, ушей, хвоста и носа. Такая окраска ушей характерна, например, для камышового кота *каракала*.

**Акромелия.** От греч. акрон – *вершина* и meleia (melos) – *конечность*. Форма карликовости, для которой характерно укорочение дистальных (удалённых) отделов конечностей.

**Акропетальность.** От греч. акрон – *вершина* и лат. peto – *искать, стремиться, стараться достать*. Направление роста боковых ветвей от основания ствола вверх, а также характер распускания цветков в ботрических соцветиях от основания к верхушке.

**Акросома.** От греч. акрон – *вершина* (akrotes – *край, крайность, верх*) и soma – *тело*. Мембранный органоид, активирующий оплодотворение, расположенный в передней части головки сперматозоида и имеющий обычно копьевидную или чашевидную форму. Образуется в последней фазе сперматогенеза из диктиосомы (элементов аппарата Гольджи). Акрсомная жидкость содержит так называемые *лизины* – гидролитические ферменты – гиалуронидазу и протеазы, разрушающие защитные (полисахаридные и белковые) оболочки яйца (ооцита). Мембранные структуры акросомы, проникающие в виде трубчатых впячиваний в кортикальный слой ооплазмы\*, активируют остановленный в метафазе второго деления зрелый ооцит. Синонимы – *акросомный колпачок* (акросомная шапочка) (*acrosomal cap*), *апикальное тельце, перфораторий* (см. **Акрсомный колпачок**).

\*При оплодотворении мембрана акросомы сперматозоида сливается с плазматической мембраной сперматозоида, а затем такая комбинированная мембрана сперматозоида сливается с мембраной яйцеклетки (см. **Скруин, Фасцин**).

**Акрсомная нить (нити).** От греч. акрон – *вершина* и soma – *тело*. Обычно жёсткая специальная структура головки сперматозоида, имеющаяся у некоторых морских беспозвоночных, которая пробуравливает оболочки яйца. Способствует проникновению сперматозоида в яйцеклетку (сперматозоид проникает через оболочки по пути, проложенному нитью).

**Акрсомный колпачок.** От греч. акрон – *вершина* и soma – *тело*. Чехольчик в виде тонкого покрытия в передней части сперматозоида, возникающий из акросомной гранулы (диктиосомы). Синонимы – *акросома, перфораторий, акросомальная шапочка, апикальное тельце* сперматозоида (см. **Акросома**).

**Акротизм.** От греч. частицы отрицания *a* и krotos – *удар, биение* (англ. *a striking*). Отсутствие или очень сильное ослабление пульса. *Акротичное* состояние – состояние организма, при котором отсутствует пульс.

**Акроцентрик.** От греч. akron – *вершина* и kentron – *центр* (англ. a center). Хромосома с терминальным расположением центромеры (*acrocentрические хромосомы*) (см. **Центромера**).

**Акроцефалополисиндактилия.** От греч. akron – *вершина*, kephale – *голова*, poly – *много*, syn – *вместе*, daktylos – *палец* и -ia – *условия*. Комплекс наследственных аномалий, порок развития, при котором наблюдается башенный череп, брахисиндактилия рук и полидактилия ног в сочетании с умственной отсталостью. Классификация *acroцефалосиндактилии* в отечественной и мировой литературе различается. В отечественной практике различают: акроцефалосиндактилию (синдром Апера) и акроцефалополисиндактилию типа I (синдром Ноака) и типа II (синдром Карпентера).

**Акроцианоз.** От греч. akron – *вершина* (akros – *конечность*) и kyanos – *синий*. Так называется синеватый оттенок кожи на руках и ногах при венозном застое крови. При общем венозном застое он всегда более выражен в нижележащих частях тела, что называется *гипостазом* (от греч. huro – *под, мало* и stasis – *остановка, стояние на месте, неподвижность*) (см. **Цианоз**).

**Акселерация.** От дат. acceleratio – *ускорение*. 1. Ускорение развития отдельных частей зародыша. 2. Ускорение роста тела, физического и полового созревания детей и подростков по сравнению с предыдущими поколениями (акселерация снижает возраст *менархе\** и *пубертата\*\**). Опережает также становление социальной и психической зрелости индивидов.

\*От лат. menarche – *возраст наступления первых менструаций* (см. **Менархе**).

\*\*От лат. pubertas – *возраст достижения половой зрелости (переходный возраст, юность)*.

**Аксерофтол.** От греч. частицы отрицания *a*, хegos – *сухой* и ophthalmos – *глаз*. Синоним жирорастворимого витамина А, или *ретинола* (см. **Ретинол**).

**Аксиальный комплекс.** От лат. axialis < axis – *ось*. Осевой комплекс органов у иглокожих (морских звёзд), включающий ряд анатомических структур, проходящих вертикально между оральной и аборальной сторонами тела. К таким структурам относятся каменистый канал с мадрепоровой пластинкой, осевые синусы (левый и правый\*) и половой синус с половым тяжом (половым столоном\*\*) (см. **Мадрепоровая пластинка**).

\*В ходе онтогенеза образуются из правого и левого передних отделов целома *личинки-бипиннарии* (см. **Бипиннария**).

\*\*От лат. stolo (stolonis) – *корневой побег*.

**Аксиальный элемент.** От греч. axialis < asix – *ось*. Структура, состоящая из негистоновых белков, вокруг которой конденсируются хромосомы при образовании *синапсиса* (см. **Латеральный элемент**).

**Аксиллярный.** От лат. *axilla* – *подмышка*. Подмышечный. Например, *аксиллярная* температура тела.

**Аксон.** От греч. *axon* (*akson*) < *axis* – *ось*. Самый длинный, тонкий, *одинарный* цитоплазматический вырост (отросток) нервной клетки (нейрона), проводящий и генерирующий\* нервные импульсы (спайки) от тела нейрона к аксонной терминали, формирующей синапсы на клетках-мишенях. Аксон практически не ветвится, исключая концевые отделы, и его масса может составлять почти 99 % от массы всего нейрона. Длина аксона может достигать десятков см. (протяжённость самых длинных аксонов в организме человека может быть до 1 м). Наиболее крупные аксоны диаметром 1 мм обнаружены у кальмаров. Пучки аксонов формируют нервные волокна (мякотные или безмякотные). Синонимы – *нейрит*, *осевой цилиндр* (аксон в составе нервного волокна).

\*Наиболее возбудимый участок нейрона – **аксонный холмик** – начальный сегмент аксона – место генерации нервных импульсов.

**Аксонема.** От греч. *axon* (*axis*) – *ось* и *nema* – *нить*. 1. Центральная структура ресничек, состоящая из микротрубочек и связанных с ними белков. Микротрубочки в аксонеме строго упорядочены и образуют структуру, состоящую на поперечном срезе из девяти сдвоенных микротрубочек (дулетов), которые окружают центральный дуплет. Такая структура обозначается как (9+2). Периферические дуплеты построены из двух примыкающих друг к другу микротрубочек, одна из которых полная (обозначается как А) и на поперечном срезе состоит из 13 тубулиновых субъединиц, а другая – неполная (В) содержит 11 субъединиц. Микротрубочки центральной пары полные и скреплены особыми белками (см. **Нексин**). В аксонеме выявлено около 200 различных белков, которые образуют шивки микротрубочек и обеспечивают движение ресничек. 2. Хвостовая часть сперматозоида. В аксонемах спермиев встречаются самые длинные микротрубочки. Синоним (англ.) – *end-piece*.

**Аксонные терминали.** От греч. *axon* (*axis*) – *ось* и лат. *terminalis* – *конечный* < *terminus* – *предел, конец*. Самые конечные анатомические структуры аксонов – их *концевые разветвления*. Представлены в виде нервных окончаний или пресинаптических пластинок (образуют синаптические контакты с другими нейронами или эффекторными клетками). В аксонных терминалях задней доли гипофиза концентрируются гранулы, содержащие нейрогормоны (АДГ и окситоцин), а также *нейрофизины* (см. **Нейрофизины**). Синоним – *пластинки аксонов*.

**Аксоплазма.** От греч. *axon* (*asix*) – *ось* и *plasma* – *вылепленное*. Цитоплазма аксона. Содержит микротрубочки, нейрофиламенты, митохондрии, синаптические пузырьки (содержат нейромедиаторы) и плотные гранулы (содержат нейрогормоны и нейропептиды). Аксоплазма обладает способностью к перемещению (до 5 мм в сутки) и обеспечивает *аксонный транспорт*.

**Аксоподии.** От греч. axon (asix) – ось и podos – нога. 1. Вытянутые в длину клеточные выросты (тонкие псевдоподии), содержащие внутри значительное число микротрубочек, соединённых латерально мостиками (перемычками) двух типов. Одни мостики (короткие – 7 нм) соединяют микротрубочки по спирали, а другие (длинные – 30 нм) соединяют отдельные витки спирали. В результате аксоподии способны удлиняться или укорачиваться. Характерны для *акантарий* (подкласс радиолярий) (см. **Псевдоподии**). 2. Опорные палочковидные структуры солнечных, построенные из микротрубочек, у которых чётко выражена асимметрия.

**Аксосома.** От греч. axon (asix) – ось и soma – тело. Основание реснички или жгутика, в котором заканчиваются их дуплеты внутренних микротрубочек. Синоним – *аксиальное зерно*.

**Аксостиль.** От греч. axon (asix) – ось и stylos – заострённая палочка. Опорный элемент (осевая палочка) – нить, идущая через всё тело от переднего конца к заднему концу, у паразитических представителей класса *Zoostigina*\*. Играет роль органа прикрепления к кишечному эпителию хозяина (см. **Лямблии**).

\*Переводится как, животное, имеющее бичи.

**Активаторы плазминогена.** От лат. activus – деятельный, действенный (activatio – возбуждение). Антикоагулирующие ферментативные факторы, превращающие *плазминоген* в *плазмин*. Высокоактивный тканевый активатор плазминогена – *урокиназа*; в качестве экзогенного активатора широко используется для лечения тромбозов. Но ещё большей эффективностью обладает *стрептокиназа*, продуцируемая β-гемолитическим стрептококком\*. Активаторы, в свою очередь, зависят от проактиваторов (*лизокиназ*) (см. **Лизокиназы, Плазминоген, Урокиназа**). Эффективный активатор плазминогена содержится в слюне летучих мышей-вампиров (десмодусов), которые после нанесения безболезненной “срезанной” раны на коже спящего человека с помощью острейших резцов верхней челюсти, *слизывают* вытекающую из неё кровь\*\*.

\*Считается, что широкое и бесконтрольное применение антибиотиков привело к уничтожению у человека микрофлоры β-гемолитического стрептококка, что, в свою очередь, привело к увеличению тромботических заболеваний и, следовательно, инфарктов и тромботических инсультов. Человеку, в конце концов, всегда приходится платить за необдуманные и неосторожные действия.

\*\*Вампиры – облигатные гематофаги семейства десмодовых, пищеварительная система которых приспособлена усваивать только кровь. Имеют очень короткий кишечник с сильно растяжимым желудком в виде своеобразного рукава. Выпивают крови до половины массы своего тела, а их почки (как насосы!) почти тут же для облегчения взлёта мыши жидкую составляющую часть крови отделяют в виде мочи.

**Активин.** От лат. activus – деятельный и греч. protein – белок. Легко диффундирующий белок – индуктор морфогенеза. (См. J. V. Gurdon et al.

Activin signalling and response to a morphogen gradient. *Nature*. 1994, v. 371, p. 487–492).

**Активирующие ферменты.** От лат. *activus* – *деятельный*. Ферменты, катализирующие реакцию образования активированной аминокислоты (аминоацил-АМФ) из аминокислоты и АТФ, а также перенос аминоацил-АМФ на свою тРНК с образованием аминоацил-тРНК и АМФ. Синоним – *аминоацилсинтетазы*.

**Активный центр.** Специализированный участок молекулы фермента (*active site*), взаимодействующий с молекулами субстрата и осуществляющий ферментативную реакцию.

**Актин.** От греч. *aktis* (*aktinos*) – *луч\**. Основной белок мышц ( $\alpha$ -актин)\*\* и микрофиламентов, представленный различными вариантами (изоформами), кодируемыми разными генами. У млекопитающих обнаружено шесть вариантов актина: два присутствуют в гладких мышцах, один – в скелетных, один – в сердечной мышце и два актина ( $\beta$ -актин и  $\gamma$ -актин) – универсальные компоненты цитоплазмы всех клеток (см. **Цитоскелет**). Мономерная форма немышечного актина – G-актин (от лат. *globula* – *шарик*), связывает молекулу АТФ. При полимеризации за счёт гидролиза АТФ образует тонкую неустойчивую (динамичную) двуспиральную фибриллу F-актина\*\*\* (буква F от лат. *fibrilla* – *волокно, нить*). В цитоплазме F-актин образует внутриклеточные *микрофиламенты*, которые стабилизируются специальными белками: *тропомиозином*, *филамином*,  $\alpha$ -*актинином* и белками *миозинового типа* (в общей сложности в цитоплазме клеток насчитывается более 50 белков, связывающихся с F-актином и G-актином, и играющих различные роли) (см. **Актиновые микрофиламенты**). Например, *профилин* регулирует объём актинового пула клетки (см. **Профилин**), а *виллин* влияет на скорость полимеризации G-актина (см. **Актинины**, **Фрагин**, **Гельзолин**, **Спектрины**). Микрофиламенты также пронизывают *микроворсинки* каёмчатого эпителия кишечника, упрочняя и стабилизируя их. Микроволокна в микроворсинках удерживаются вместе актин-связывающими белками, такими как *виллин* и *фимбрин*, а с помощью белка *фодрина* связываются у основания и присоединяются к механическому каркасу кортикального слоя цитоплазмы, построенному из *промежуточных волокон*, расположенных в виде сетки или мата. Актиновые микрофиламенты (элементы цитоскелета) кортикального слоя цитоплазмы через белок *винкулин*, а также белки *катенин* и  $\alpha$ -*актинин* связываются с линкерными гликопротеидами плазматической мембраны (*E-кадхеринами*) и формируют адгезивный поясок (сцепляющую ленту, или ленточное соединение) в однослойных эпителиях (см. **Тимозин- $\beta$ 4**).

\*Логично также произвести слово *актин* от лат. *activus* – *деятельный*, составив его со словом **protein**.

\*\*Главный белок тонких нитей мышечных волокон (М.м. 42 kDa, составляет 20–25 % мышечного белка).

\*\*\*В настоящее время общепринята следующая схема полимеризации актиновых микрофиламентов при движении клетки: в ответ на действие внешних сигналов (факторов роста) активируются белки WASp, Scar/WAVE, вызывающие активацию комплекса белков Arp2/3, обеспечивающего, в свою очередь, нуклеацию F-актина на боковых участках уже существующих актиновых нитей. Рост боковых филаментов продолжается до тех пор, пока остаются свободными плюс-концы. Так формируется густая сеть микрофиламентов, остановка роста которой обеспечивается специальными кэпирующими белками (см. **Белки нуклеации, Формины**).

**Актинины.** От греч. aktinos (aktis) – луч и protein – белок. 1. **α-актинин** – палочковидный димерный биполярный белок, подобный актину и содержащий актин-связывающие домены кальпонинового типа\*. Формирует рыхлые связки в актиновых пучках. Присутствует на плазматических мембранах в местах прикрепления актиновых микрофиламентов и на кончиках микроворсинок. Формирует также Z-диски миофибрилл поперечно-полосатой мускулатуры. Функция Z-дисков заключается в связывании соседних саркомеров друг с другом (см. **Саркомер**). Миозиновые протофиламенты также связаны с Z-диском через фибриллярный белок *титин* (см. **Титин (тайтин)**). 2. **β-актинин** стабилизирует концы нитей F-актина.

\*Гомологичные домены (около 25 kDa), характерные для многих белков, связывающихся с актином.

**Актиничный (актинический).** От греч. aktinos (aktis) – луч (англ. beam). Относящийся к физиологически активным лучам электромагнитного спектра. Например, *актиничный свет*, или, напротив, *неактиничный свет*\*.

\*Для радиоавтографической эмульсии *неактиничным* (невосприимчивым) является зелёный свет, а для фотографических эмульсий – красный (увы, теперь эти сведения уже мало кому нужны!).

**Актиния.** От греч. aktinos (aktis) – луч. Одиночный коралловый полип (реже встречаются колониальные формы). Некоторые формы живут в симбиозе с раками-отшельниками (см. **Адамсия**).

**Актиновые сети.** Сетеподобные структуры, образованные переплетениями актиновых филаментов. Характерны для цитоплазматического кортекса и ламеллоподий (см. **Актин, Цитоскелет**).

**Актиновые филаменты.** Один из основных компонентов цитоскелета, обеспечивающий клеточную подвижность и сокращение (обильно представлены в составе мышечных филаментов). Представляют собой двунитевые фибриллы F-актина диаметром около 7 нм, образующиеся из цепочки молекул глобулярного актина и стабилизированные специальными белками (см. **Актин, Цитоскелет**). Синоним – *микрофиламенты*.

**Актиномицеты (*Actinomycetales*)**. От греч. aktinos – луч и mykes – гриб. Микроорганизмы, имеющие на определённых стадиях развития клетки со слабо, или хорошо выраженным ветвлением, подобно гифам грибов (откуда и возникло название). По чертам организации близки к бактериям. Включают 8 семейств, к которым, в частности, относятся *микобактерии*, *нокардии* и *стрептомицеты*. Среди актиномицетов встречаются патогенные для человека, животных и растений виды, а также виды, симбионты растений – азотфиксирующие микробы, образующие клубеньки, в частности, на корнях ольхи\*. Актиномицеты продуцируют многие физиологически активные соединения, в том числе антибиотики (см. **Актиномицины**). Синоним – *лучистые грибы*.

\*Именно поэтому почва ольшаников всегда богата азотом.

**Актиномицин D\***. Интеркалирующий противоопухолевый антибиотик, продуцируемый *актиномицетами*, откуда и получил своё название (см. **Актиномицины**). Молекула актиномицина D включает в себя трициклическое феноксазиновое (акрициновое) ядро, плоскость которого ориентирована стэкинг-взаимодействиями между Г/Ц парами\*\*. К ядру присоединены два циклических пентапептида, которые у микроорганизмов синтезируются при участии пептидил-синтетазного комплекса (т. е. без рибосом). По механизму действия актиномицин D является ингибитором транскрипции (блокирует элонгацию цепей РНК даже в эукариотических клетках) и представляет собой *интеркалирующий* цитостатический фактор с необратимым характером действия. Связываясь с ДНК (реагирует с 2-аминогруппой гуаниновых остатков в молекуле ДНК, образуя комплекс с гуанином), препятствует функционированию РНК-полимеразы на матрице ДНК. При высоких концентрациях ингибирует также и синтез ДНК. Используется в экспериментальной клеточной биологии как специфический ингибитор ДНК-зависимого синтеза РНК\*\*\*. Синоним – *дактиномицин D* (товарное название).

\*Открыт в 1944 г. американским микробиологом Зельманом Я. Ваксманом (Waksman, 1888–1973), который в 1952 г. получил Нобелевскую премию (см. **Стрептомицин**).

\*\*От англ. stack – *стог, скирда, складывать в стог, накапливать*. Феноксазиновое ядро актиномицина D при интеркаляции входит плоскостью между стопками оснований, пронизывая двойную спираль молекулы ДНК до противоположной комплементарной цепи, и стабилизируется стэкинг-взаимодействиями, а также взаимодействием циклических пептидов с сахаро-фосфатным скелетом молекулы ДНК (см. **Интеркаляция**).

\*\*\*Актиномин D нашёл ограниченное клиническое применение как противоопухолевое средство при лечении опухолей почек (опухолей Уилмса) у детей, поскольку обладает высокой токсичностью.

**Актиномицины**. От греч. aktinos (aktis) – луч и mykes – гриб. Общее название группы антибиотиков (актиномицин, ауреомицин, стрептомицин, тетраамицин, хлоромидетин, эритромицин и множество других

антибиотиков), продуцируемых ветвящимися микроорганизмами (бактериями) семейства *стрептомицетов* (*Streptomycetaceae*\*). Активны в отношении микобактерий, грибов и грамположительных бактерий.

\*Относятся к актиномицетам (*Actinomycetales*).

**Актиноморфные цветки.** От греч. aktinos – *луч* и morphe – *форма*. Цветки, форма которых имеет не менее двух плоскостей симметрии, проходящих через центр цветка. Считаются эволюционно более древними, чем *зигоморфные* цветки (см. **Зигоморфные цветки**).

**Актинотроха.** От греч. aktinos (aktis) – *луч* и trochos – *колесо*. Свободноплавающая (пелагическая) личинка *форонид*\*, претерпевающая сложный метаморфоз (см. **Трохофора**).

\*Наиболее примитивные из щупальцевых (морских донных трубчатых животных, несущих лофофоры).

**Актинула.** От греч. aktinula – *лучик* < aktinos (aktis) – *луч*. Полипообразная, способная к ползанию и плаванию, покрытая ресничками личинка некоторых гидроидов (например, *книдарий* из отрядов *лептолид* или *трахилид*). Актинула трахилид развивается из планулы, а затем превращается в медузу. У паразитических трахимедуз актинула способна размножаться почкованием.

**Акупунктура.** От лат. acus – *игла* и punctere – *колоть, жалить*. Иглоукалывание, или искусство “чжень-цзю”. Возникло не менее 10 тысяч лет назад в Китае\*. На древнекитайской бронзовой фигурке человека, предназначенной для обучения, обозначено 286 точек на теле, исключая точки на ушных раковинах\*\*. Акупунктура представляет собой простой и дешёвый способ лечения и предупреждения многих заболеваний, активно практикуемый и современной медициной. Близкий метод лечения – *акупрессура* (надавливание).

\*В Китае обнаружена *каменная игла*, предназначенная для этой процедуры.

\*\*Точки представлены в виде ямок на теле, когда-то заполнявшихся красной киноварью и заклеивавшихся воском (ученику нужно было точно попадать иглой в эти точки).

**Акцепторная точка сплайсинга.** От лат. assessor – *принимающий*. Участок в гене между правым концом интрона и левым концом экзона (см. **Сплайсинг, Сплайсосома**).

**Акцессорный.** От лат. accessorius – *добавочный*. Термин используется для обозначения дополнительных (или *избыточных*) структур, органов и пр. Например, *акцессорный нерв*.

**Алгезия.** От греч. algos – *боль*, algesis – *чувство боли*. Болевая чувствительность. В настоящее время использование термина не рекомендуется, вместо него предлагается термин *алгестезия* (algesthesia), что означает: 1. Восприятие боли 2. Гиперчувствительность к боли (*гипералгезия*).

**Алгестезия.** От греч. *algesthesia* (где *algos* – *боль* и *aisthesis* – *чувство*) – *восприятие боли, чувство боли и гиперчувствительность к боли.*

**Алейкемический лейкоз.** От греч. частицы отрицания *a*, *leukos* – *белый, бесцветный* и *haima (aimia)* – *кровь*. Парадоксальное название особой формы *лейкемии*, при которой число лейкоцитов не выходит за пределы нормы, или даже ниже её. Однако наряду с нормальными лейкоцитами при этой форме лейкемии встречаются и молодые, патологически изменённые клетки.

**Алейроновые зёрна.** От греч. *aleuron* – *мука*. Органоиды семян, в которых запасаются белковые *ассимилянты* (альбумины, глобулины) и гексафосфаты – *фитин* (кальций-магниевая соль инозитфосфорной кислоты). Возникают в процессе обезвоживания семян из *алеyroновых вакуолей*. Фитин осаждаётся первым, образуя *глобoid*, а затем начинают осаждаться макромолекулы белка глобулина, образуя *кристаллоид*\*. После обезвоживания *алеyroновые вакуоли* превращаются в твёрдые *алеyroновые зёрна*, которые при прорастании семян снова обводняются и превращаются в вакуоли.

\*Особенно крупные кристаллы белка глобулина *эксцельзина* обнаружены в семенах бразильского ореха *Bertholetia excelsa*, напротив, зерновки злаков имеют мелкие алейроновые вакуоли, содержащие только глобoidы.

**Алексины** (устар.). От греч. *alexo* – *защищаю, отражаю, охраняю*. Защитные сывороточные белки, появляющиеся при иммунизации микроорганизмами. Способствуют их лизису. Синоним – *амбоцептор*\* (устар.) (см. **Комплемент**).

\*От греч. *ambo* – *оба* и *septor* – *берущий*.

**Алецитальные яйца.** От греч. частицы отрицания *a* и *lekithos* – *яичный желток*. Яйца, не содержащие обособленных желточных включений (безжелтковые), например, у некоторых паразитических перепончатокрылых.

**Алиментарный овогенез (оогенез).** От лат. *alimentaris* < *alimentatio* – *кормление*. Овогенез, при котором основная масса желтка (белков вителлогенинов) синтезируется экзогенно, т. е. вне яичника и транспортируется в ооцит с кровью или с гемолимфой. При этом желточные гранулы образуются в пиноцитозных пузырьках при участии углеводных компонентов гранул, формирующихся также в аппарате Гольджи (см. **Вителлогенез, Вителлогенины**).

**Алимфоцитоз.** От греч. частицы отрицания *a*, *лимфоциты* и *-osis* – *состояние*. Врождённый, очень тяжёлый (острый) комбинированный иммунодефицит (SICD), характеризующийся отсутствием в крови лимфоцитов и, вследствие этого, полной неспособностью организма противостоять какой бы то ни было инфекции. Во всём мире каждый год рождается около сотни детей с такой патологией. До настоящего времени их “сохраняли”, помещая в полностью стерильные условия. Отсюда

заболевание известно также под названием “*болезнь мальчика из пузыря*”\*. Лечение проводится с помощью пересадки костного мозга или генотерапии (см. **Острый комбинированный иммунодефицит (синдром SCID), Генная терапия**).

\*Название связано с историей Дэвида Веттера, родившегося в 1971 г. в Техасе, который все 13 лет своей короткой жизни провёл в специальном пластиковом пузыре, создававшем стерильные условия.

**Алифатический.** От греч. *aleiphatos* – *жир, масло* (англ. *fat*). Буквально, *жирный*. Термин используется для обозначения ациклических соединений углерода, в основном относящихся к жирным карбоновым кислотам, некоторым аминокислотам (алифатические аминокислоты – аланин, глицин, валин, изолейцин).

**Алкалоз.** От позднелат. *alkali* – *щёлочь* и греч. *-osis* – *состояние*. Повышенное содержание в крови и тканях организма веществ, обладающих щелочными свойствами (сдвиг рН в щелочную сторону,  $\text{pH} > 7,5$ ).

**Алкалоиды.** От позднелат. *alkali* – *щёлочь* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Природные азотсодержащие гетероциклические вещества (основания), преимущественно растительного происхождения. Концентрируются в вакуолях (в клеточном соке) в виде легко растворимых в воде солей – продуктов взаимодействия с органическими кислотами\*, а также в клеточной стенке листьев (кокаиновые растения), коре (хинное дерево), клубнях (аконит). Описано несколько тысяч алкалоидов, которые относятся, как правило, к вторичным или конечным метаболитам (экскретам) высших растений. К животным алкалоиды поступают с растительной пищей и обладают выраженной физиологической активностью. Многие алкалоиды ядовиты для животных.

\*Яблочной, винной, лимонной и другими кислотами.

**Алкаптонурия.** От *alkapton* – *щелочной*, < *alkali* – *щёлочь* и *uria* – *выделение мочи*. Наследственное, аутосомно-рецессивное заболевание, при котором нарушается обмен аминокислот *фенилаланина* и *тирозина*, и в организме накапливается, а затем экскретируется с мочой промежуточный продукт катаболизма тирозина – *гомогентиизиновая кислота* (2,5-диоксифенил уксусная кислота). Главным диагностическим признаком заболевания является тёмно-красный или чёрный цвет мочи и ушной серы, возникающий при контакте со щёлочью или после пребывания на воздухе. Отсюда второе название заболевания *гомогентиизинурия*. Механизм возникновения заболевания впервые понял в 1902 г. и описал в книге “*Inborn errors of metabolism*”, 1909 (“Врождённые ошибки метаболизма”) выдающийся английский врач Арчибальд Гаррод (Archibald Edward Garrod, 1857–1934), давший первое определение понятию “ген” (см. **Ген** (англ. **gene**, нем. **Gen**)). Интересно заметить, что разгадка механизма алкаптонурии была осуществлена в 1995 г. с помощью плесневого грибка *Aspergillus*, на котором удалось получить мутантную форму, накапливающую пурпурный пигмент –

*гомогенизиновую* кислоту при культивировании в среде с фенилаланином. У мутанта оказался дефектным ген *гомогенизатдегидрогеназы*, присутствующий в геномах всех эукариот от дрожжей до человека. У человека в гене *гомогенизатдегидрогеназы* в 60-й или 90-й позиции происходит выпадение одного нуклеотида, что приводит к бессмысленности всего последующего текста и кодируемый таким дефектным геном белок оказывается нефункциональным (см. Мутация “сдвига рамки считывания”).

**Аллантоин\***. Хорошо растворимый продукт гидролиза мочевой кислоты ферментом *уриказой*. У большинства млекопитающих *аллантоин* – один из конечных продуктов обмена нуклеиновых кислот. У человека и приматов уриказа отсутствует и поэтому в мочу выделяется мочевая кислота (наряду с мочевиной) (см. **Урикотелики, Аллантоис**).

\*Обнаружен у животных и человека в амниотической жидкости и содержанием *аллантоиса*, откуда и получил своё название.

**Аллантоис**. От позднелат. *allantois* < греч. *allantoeides* – *колбасовидный*. Зародышевая оболочка животных группы *амниот* (высших позвоночных – пресмыкающихся, птиц и млекопитающих). Выполняет функции дыхания, питания и выделения. В жидкости аллантоиса содержится продукт распада пуриновых оснований – *аллантоин* (см. **Аллантоин**).

**Аллели\***. Сокращение понятия “аллеломорфные пары генов”, где греч. *allelon* – *друг друга*. Различные варианты одного и того же гена (альтернативные формы гена), кодирующие альтернативные формы белка, ответственные за проявление определённого наследственного признака. *Аллели* располагаются в одинаковых участках (локусах) гомологичных (парных) хромосом, полученных соответственно от отца и матери, т. е. в нормальной диплоидной клетке присутствуют только два аллеля гена, хотя их может быть и больше\*\*. Эти аллели могут быть одинаковыми или разными. Каждый организм генетически уникален уже потому, что обладает собственной неповторимой комбинацией аллелей различных генов. Существование аллелей обусловлено, прежде всего, наличием в генах *снимов* (SNP) (см. **Снимы**). По влиянию на фенотип аллели подразделяются на *доминантные* и *рецессивные*, а признаки, детерминируемые доминантными или рецессивными аллелями (генами) – на *гомозиготные*, или при сочетании доминантного и рецессивного аллелей – *гетерозиготные*. Если аллель повышает репродуктивный успех носителей, то он (она)\*\*\* распространяется в популяции, т. е. отбирается. Явление сцепления генов подхватывает и другие фланкирующие аллели. Поэтому эволюционный процесс, прежде всего, изменяет частоту встречаемости аллелей в популяциях (разделяя аллели на “успешные” или “неуспешные”). Синоним – *аллеломорфы* (используется редко).

\*Термин предложил в 1909 г. датский ботаник и генетик Вильгельм Людвиг Йогансен (Wilhelm Ludvig Johannsen, 1857–1927).

**\*\***Существование гена в виде двух аллелей – *диаллелизм*; более двух – *множественный аллелизм* (иначе, серия множественных аллелей) (см. **Аллелизм множественный**). Аллели одного гена обычно обозначают одной латинской буквой или соответствующими символами, причём доминантный аллель – большой, а рецессивный – маленькой буквой, например, А и а, или Rh и rh.

**\*\*\***Разные авторы слово *аллель* относят к разным родам.

**Аллели “дикие” (“дикого типа”)**. Термин, обозначающий исходные аллели, для отличия их от аллелей, возникающих путём мутаций. Синоним – *аллели нормальные*.

**Аллелизм множественный**. Существование гена в виде нескольких аллелей, каждый из которых может характеризоваться собственным фенотипом. Множественный аллелизм обусловлен наличием в популяции генных локусов, имеющих больше двух аллелей.

**Аллельное исключение**. Экспрессия только одного аллеля из двух. Например, экспрессия в лимфоците только одного аллеля, кодирующего иммуноглобулин. Обеспечивается специальным механизмом подавления активности другого аллеля гомологичной хромосомы при активации первого аллеля.

**Аллеломорфы (аллеморфы)**. От греч. *allellos* (*allos*) – *другой* и *morphe* – *форма*. Термин представляет только исторический интерес. Его предложил английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1861–1926) для обозначения различных вариантов одного и того же менделевского фактора (доминантного и рецессивного) (см. **Аллели**).

**Аллелопатия**. От греч. *allelon* – *друг друга*, *pathos* – *страдание* и *-ia* – *условия*. Влияние растений друг на друга (взаимодействие растений друг с другом) посредством выделяемых во внешнюю среду биологически активных соединений (колинов, фитонцидов, антибиотиков). Обычно аллелопатию рассматривают как несовместимость растений друг с другом, но в более широком смысле *аллелопатия* играет регуляторную роль в возникновении, формировании и смене растительных группировок (фитоценозов), а также в почвообразовательных процессах.

**Аллергены**. От греч. *allos* – *другой*, *ergon* – *действие* и *gennan* – *порождать*. Антигены белковой природы, вызывающие реакцию *гиперчувствительности немедленного типа*. Аллергены обладают высокой растворимостью, высокой пенетрантностью в слизистые оболочки и способностью провоцировать ответ при низких концентрациях. К аллергенам относятся антигены пищи, пыли (экскременты пылевых клещей), пыльца растений, различные токсины.

**Аллергический ринит**. От *аллергия*, греч. *rhis* – *нос* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Реакции воспаления (насморк), происходящие в слизистой оболочке носа, и вызванные действием аллергенов (например, пылью растений). Одно из проявлений *сенной лихорадки* (см. **Полиноз**).

**Аллергия\***. От греч. *allos* – *другой*, *ergon* – *действие* и *-ia* – *условия*. Повышенная реактивность (гиперчувствительность) иммунной системы немедленного типа к каким-либо антигенам, вызванная предшествующим воздействием этих антигенов на данный организм. В этом случае антигены называются *аллергенами*. Аллергия сопровождается рядом специфических клинических симптомов (от крапивницы и аллергического ринита до системной *анафилаксии* с нарушением дыхания и сосудистым коллапсом) и проявляется как заболевание (см. **Уртикальная сыпь**). К аллергическим заболеваниям относятся, например, *поллиноз* и аллергическая астма (см. **Поллиноз, Пыльца**). Механизм развития реактивности связан с эффекторными иммуноглобулинами класса Е (IgE). Переключение В-лимфоцитов на их синтез обеспечивается интерлейкином-4 (IL-4), выделяемым активированными хелперными CD4 Т-клетками. Новые генетические исследования показали, что люди современного анатомического типа, покинув Африку небольшой группой (группами?), адаптировали свою иммунную систему в результате скрещивания с архаичными видами людей – денисовцами и неандертальцами, заполучив от них три гена TLR1, TLR6 и TLR10\*\*, которые участвуют в регуляции первичного иммунного ответа на бактериальное инфицирование. В результате *Homo sapiens* быстро приспособились к новым евразийским условиям, резко усилив свою иммунную систему, одновременно заполучив при этом и обратную сторону такого новшества – избыточную иммунореактивность на факторы окружающей среды, такие, как например, пыльца растений, что и сделало многих из нас аллергиками. К сожалению, в настоящее время аллергия носит эпидемический характер, а её распространение связано с изменением среды обитания человека, приведшем к изменению состава микрофлоры\*\*\*.

“Аллергия – это мир физиологически неоправданных соответствий”, это болезнь, закладывающаяся в самые ранние дни и месяцы жизни и остающаяся, кажется, на всю жизнь. Здоровая и разнообразная микрофлора очень важна для закладки здоровья на самых ранних этапах жизни. Интересно отметить, что у аллергиков почти не возникают *глиомы* – опухоли глиии (см. **Глиомы**), а также снижена вероятность возникновения опухолей другой локализации. Считается, что иммунная система аллергиков более эффективно борется с опухолевыми клетками.

\*Термин “аллергия” предложил в 1906 г. венский детский врач Клименс фон Пирке для обозначения феномена изменённой реакции организма, которую называли идиосинкразией.

\*\*Широкомасштабные геномные исследования показывают, что три гена первичного иммунного ответа (один получен от денисовцев и два от неандертальцев) – это наиболее часто встречающиеся в геномах современных людей участки ДНК вымерших десятки тысяч лет назад видов (или подвидов?) людей (см. **Автохтоны**).

\*\*\*Раньше человек, живущий в естественной природной среде, сталкивался с большим числом микроорганизмов, с которыми взаимодействовала и на которых “тренировалась” его иммунная система. В настоящее время иммунная система “не обучается” или “обучается плохо”, поскольку люди утратили значительное число “старых друзей”, которых просто нет в наших квартирах и других метрах пребывания человека. В результате в кишечнике не формируются необходимые организму бактериальные ассоциаты, взаимодействуя с которыми и тренируется иммунная система. (Следует отметить, что кишечник – это самый большой иммунологический орган, в котором сосредоточено максимальное количество лимфоцитов и макрофагов.) Медицина, породив антибиотики и эффективные лекарства, подавила старые инфекции, а заодно устранила не только полезные микроорганизмы, но и кишечных червей-паразитов, которые всегда уживались с человеком, и могли “успокаивать” нашу иммунную систему (что соответствует стратегии выживания как паразита, так и хозяина). Мы хорошо знаем, что у людей, страдающих аллергическими заболеваниями, значительно меньше выражено разнообразие бактерий в микробиоме, в частности, меньше бифидобактерий, но больше энтеробактерий (см. **Микробиом, “Гигиеническая гипотеза”**).

**Аллергия лекарственная.** Аллергическая реакция организма на принимаемые пациентом лекарственные средства. Причиной такой аллергии может быть спонтанное ковалентное взаимодействие некоторых лекарств с собственными белками пациента, выступающими в роли носителей, и приводящее к образованию иммуногенных антигенных комплексов.

**Аллергология.** От греч. *allos* – *другой*, *ergon* – *действие* и *logos* – *учение, наука*. Наука, исследующая причины и механизмы возникновения аллергии, а также способы её лечения и предупреждения.

**Аллицин.** От лат. *allicio* – *приманивать, привлекать* (*allium sativum*\* – *чеснок* < *alum* – *дикий чеснок*). Летучее вещество чеснока (фитонцид), обладающее антибиотическими свойствами\*\*, раздражающее слизистые оболочки глаз и верхних дыхательных путей. Образуется из другого чесночного вещества аминокислоты *аллиина*\*\*\* под действием фермента аллиин-лиазы. Интересно отметить, что превращение аллиина в аллицин возможно только при измельчении долек чеснока. На воздухе аллицин быстро разрушается с превращением в *сульфеновую кислоту*, которая проявляет мощные антиоксидантные свойства, вступая во взаимодействие с различными радикалами.

\*Латинское название чеснока *allium* произведено от имени бога Аллия (Тибет) (также *Allia* – левый приток Тибра). Чеснок – это единственное пищевое растение, которое содержит селен (антиоксидант) и германий. Чеснок также входил в состав эликсира молодости, издавна известного у буддистов.

**\*\*Пары и экстракты чеснока убивают дифтерийную палочку и холерные бактерии.**

**\*\*\*Аллиин не обладает запахом чеснока, который свойственен только аллицину.**

**Аллодиния.** От греч. *allos* – *другой*, *odyne* – *боль* и *-ia* – *условия*. Состояние организма, при котором безвредные внешние воздействия ощущаются как болевые. При аллодинии болевые сигналы и сигналы о безболезненных воздействиях пересекаются в спинном мозгу и в головной мозг поступают уже по перепутанным нервным путям. В результате нейроны, реагирующие на прикосновение, активируют болевые нервные пути.

**Аллогамия.** От греч. *allos* – *другой*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Способ размножения, при котором цветок одного растения опыляется пылью цветка с другого растения (см. **Гейтеногамия**). Синоним – *перекрёстное опыление*.

**Аллоксан.** От греч. *allos* – *другой* и *ксантин\**. Химическое соединение, инъекция которого экспериментальным животным (например, мышам и крысам) приводит к избирательному повреждению (некрозу)  $\beta$ -клеток островков Лангерганса, продуцирующих инсулин. При этом  $\alpha$ -клетки, продуцирующие глюкагон, остаются интактными. Поэтому аллоксан используют для получения экспериментального (аллоксанового), так называемого, островкового диабета\*\* (см. **Стрептозацин**). Аллоксан получают при действии концентрированной азотной кислоты на мочевую кислоту.

\*Под действием ксантиноксидазы окисляется в мочевую кислоту.

\*\*Японским учёным Окамото (К. Okamoto) в начале 70-х годов было показано, что диабет может развиваться и у потомков крыс, заболевших аллоксановым диабетом, т. е. приобретённый признак (индуцированный диабет) передаётся следующим поколениям!?

**Аллоксантин.** От греч. *allos* – *другой* и *xantos* – *жёлтый*. Каротиноидный пигмент *криптофитовых* водорослей.

**Алломорфоз.** От греч. *allos* – *другой* и *morphe* – *форма* (*morphosis* – *образец*). Форма приспособлений организмов к окружающей среде без принципиальной перестройки биологической организации. Синоним – *идиоадаптация* (см. **Идиоадаптация**).

**Аллопатрические виды.** От греч. *allos* – *другой* и лат. *patria* – *родина*. Виды, имеющие разные ареалы обитания, в результате чего конкуренция исключается географической изоляцией.

**Аллориза.** От греч. *allos* – *другой* и *rhiza* – *корень*. Корневая система, в которой присутствуют как главный, так и придаточные корни (*аллоризная* корневая система). Имея корневую систему, растения одновременно обитают в двух средах, отличающихся физическими и химическими условиями. Корни растений не только поглощают влагу и минеральные вещества из почвы, они являются местом синтеза многих физиологически активных соединений, которые поступают в побеги

и листья и регулируют их жизнедеятельность (т. е. корни контролируют растение!).

Если составить в одну линию корешки корневой системы, например, у ржи, то её длина достигнет 600 км (при этом скорость роста такой интегральной линии достигает 5 км в сутки). Если учитывать также все корневые волоски, то общая длина корневой системы возрастет до 10 000 км (см. **Капилляры**). Такое обилие корней не только эффективно питает влагой и минеральными веществами растение, но и укрепляет почву, препятствуя эрозии. Корневая система позволяет растениям, сидящим на одном месте, всё время двигаться (буквально, находиться в поиске), осваивая новое пространство.

**Аллополиплоидия.** От греч. *allos* – *другой*, *poly* – *много*, *ploos* – *кратный* и *eidos* – *сходство, внешний вид*\*. Многократное умножение составных хромосомных наборов различной структуры, обеспечивающее организмам-носителям способность к размножению. Естественные аллополиплоиды возникают при межвидовых скрещиваниях.

\*А также *род, сорт*.

**Аллопуринол.** От греч. *allos* – *другой*, лат. *purus* – *чистый* (пурин) и *(ol)eum* – *масло*. Синтетический лекарственный препарат. Угнетает процесс образования мочевой кислоты, снижает концентрацию уратов в крови и уменьшает отложение их в тканях и полостях тела. Является также ингибитором цитозольного фермента *ксантиноксидазы*, ответственного за образование некоторых форм АФК. Обладает выраженным терапевтическим эффектом при реперфузии (реоксигенации) органов и тканей после их кратковременной *аноксии (ишемии)*. Используется как терапевтическое средство при подагре, мочекаменной болезни, псориазе и некоторых лейкозах (см. **Ураты, Уриказа, Подагра**).

**Аллостерические белки.** От греч. *allos* – *другой* и *stereos* – *пространственный*. Белки, свойства которых изменяются под действием *аллостерических регуляторов* (эффекторов), связывающихся с этими белками в специфических участках молекулы (аллостерических центрах – участках, отличающихся от активных центров).

**Аллостерические ингибиторы.** От греч. *allos* – *другой* и *stereos* – *пространственный*. Вещества, подавляющие активность ферментов путём взаимодействия с отдельными участками молекулы фермента, расположенными вне активного центра. Такое связывание приводит к конформационным изменениям, снижающим активность фермента. Явление характерно, главным образом, для моно- или олигомерных ферментов (см. **Аллостерические регуляторы (эффекторы), Аллостерические белки**).

**Аллостерические регуляторы (эффекторы).** От греч. *allos* – *другой* и *stereos* – *пространственный*. Небольшие регуляторные молекулы, обратимо связывающиеся с аллостерическими центрами на поверхности белков (ферментов) и вызывающие изменение их формы и активности.

В качестве эффекторов могут выступать аминокислоты, АТФ, адениловая кислота и др. соединения.

**Аллостерический контроль.** От греч. *allos* – *другой* и *stereos* – *пространственный*. Контроль скорости протекания отдельных метаболических процессов в организме путём изменения активности ферментов, имеющих *аллостерические регуляторные центры*. Обеспечивается за счёт способности молекул эффекторов, взаимодействующих с одним участком фермента, оказывать влияние на активность другого участка (активного центра). Другими словами, аллостерический контроль – это способность фермента изменять активность в результате присоединения к нему небольшой регуляторной молекулы в специальном сайте (аллостерическом центре). Процесс присоединения приводит к изменению конформации молекулы фермента и, как следствие, его активности (см. **Аллостерические регуляторы**). Синоним – *аллостерическая модуляция*.

**Аллостерия.** От греч. *allos* – *другой* и *stereos* – *пространственный*. Способность белка изменять пространственную конфигурацию под влиянием аллостерических регуляторов (см. **Аллостерические регуляторы**).

**Аллотип.** От греч. *allos* – *другой* и *typos* – *образец*. Термин, который используют: 1. Применительно не к отдельной особи, а к целой популяции вместо термина генотип. 2. В иммунологии вместо термина *аллель*.

**Аллотрансплантат.** От греч. *allos* – *другой* и лат. *trans-plantatum* (*transplantare*) – *пересаживать*. Обозначение ткани или органа, пересаженного от одного организма (или индивидуума) другому внутри одного вида.

**Аллотрансплантация.** От греч. *allos* – *другой* и лат. *transplantare* – *пересаживать*. Пересадка тканей, органов или клеток, полученных от доноров, генетически отличающихся от реципиента, но в пределах одного и того же вида, а также пересадка между разными инбредными линиями. У человека *аллотрансплантация* – пересадка органов от одного человека другому (см. **Ксенотрансплантация**).

**Аллофенность.** От греч. *allos* – *другой* и *phaino* – *являю*. Генетический мозаицизм организмов, получаемых в результате комбинирования бластомеров, взятых от зародышей с разными генотипами. Изучение таких организмов, например, *аллофенных мышей*, предоставляет возможности для более глубокого понимания роли генов и взаимодействия клеток в процессах эмбрионального развития организмов\*.

\*Таким способом, например, удалось доказать, что многоядерные волокна поперечно-полосатых мышц возникают путём слияния миобластов, а не деления их ядер без последующей цитотомии.

**Аллофероны.** От греч. *allos* – *другой* и лат. *ferio* – *ударять, бить, поражать, убивать*. Иммунные комплексы насекомых, состоящие из 15 белков и обладающие иммуномодулирующей функцией.

Как иммуностимуляторы превосходят по эффективности все известные стимуляторы высших организмов, поскольку активируют не только отдельные звенья иммунитета, но и всю иммунную систему полностью. Аллофероны выделяют из жирового тела опарышей (личинок мух), живущих в среде, предельно загрязнённой бактериями. Показано, что у самых различных патогенных бактерий нет резистентности к аллоферонам. Поэтому аллофероны называют также “антибиотиками насекомых” (см. **Интерфероны**).

**Аллохория.** От греч. *allos* – *другой*, *chore* – *место* (*choreo* – *продвигаюсь*) и *-ia* – *условия*. 1. Перемещение органа в другое место в процессе онтогенеза. 2. Способ распространения семян и плодов при помощи внешних факторов (*биотических* – при участии животных или птиц, и *абиотических* – ветра или воды). Растения, распространяющиеся при помощи внешних факторов, называются *аллохорами* (см. **Зоохория, Анемохория, Гидрохория**).

**Аллохтоны.** От греч. *allos* – *другой* и *chthon* – *земля*. Организмы, населяющие данную местность, но возникшие в процессе эволюции в другом месте.

**Алоидин.** От греч. *aloë* (ботаническое название “мясистого” растения *алоэ*)\* и *eidos* – *сходство, вид*. Ткань в листьях алоэ, секретирующая компоненты желеобразного сока, который сочится из повреждённых листьев алоэ.

\*Алоэ – синоним *горького лекарства*. Выпаренный из алоэ сок называется сабур (от турец. *sabur*).

**Алопеция.** От лат. *alopetia* – *плешивость* < греч. *alopetia* – “*лысая чесотка*”. Облысение по мужскому типу. Пример признака, зависящего от пола, при котором аллель облысения доминантен у мужчин и рецессивен у женщин. Различия обусловлены гормональными влияниями. Синонимы – *атрихия, атрихоз, плешивость, пелада* (англ. *baldness*).

**Альбинизм.** От лат. *albus* – *белый*. Врождённое отсутствие пигментации кожи, обусловленное рецессивным *эпистазом*. При этом отклонении *гомозиготный рецессивный ген* носителя подавляет выработку меланина независимо от количества доминантных генов, ответственных за выработку пигмента (см. **Эпистаз**). Поэтому альбиносы встречаются среди представителей разных рас с любым цветом кожи\*. У альбиносов имеются меланоциты обоих типов (как эпителиальные, так и дендритные, образующиеся в процессе эмбриогенеза из клеток нервного гребня, которые в норме превращаются в эпидермальные и дермальные меланоциты), но эти клетки при альбинизме не способны завершить дифференцировку из-за отсутствия в них тирозиназы. Это так называемые “беспигментные меланоциты” (см. **Меланоциты**). Встречается также неполный или частичный альбинизм – *piebaldism* – пегость (*piebaldness*) (см. **Витилиго**).

\*У индейцев *гопи* из Северной Америки частота встречаемости альбинизма превышает в сто раз его частоту в европейских популяциях. Связано это с дрейфом генов, обусловленным традиционной культурой *гопи*, в которой особенно почитаются альбиносы, и поэтому мужчины-альбиносы пользуются у женщин успехом (см. **Дрейф генов**). Следует отметить, что по цвету кожи и волос у животных и человека наблюдается очень высокая внутривидовая изменчивость.

**Альбумины.** От лат. albumen (albuminis) – белок, где album (albus) – белый и суффикс “ин”, присутствие которого обязательно в названиях белков\*. Простые глобулярные белки, хорошо растворимые в воде и солевых растворах. Относятся к основным резервным белкам организма, обладающим многочисленными физиологическими функциями. Так, альбумины плазмы крови, на долю которых приходится около 60 % от общего количества белков крови (35–45 г/л), определяют на 80 % коллоидно-осмотическое давление плазмы\*\*. Кроме того, альбумины играют роль переносчиков многих веществ, транспортируемых кровью, таких как билирубин, уробилин, соли желчных кислот, жирные кислоты, витамины, некоторые гормоны (например, тироксин) и микроэлементы. Альбумины также связывают экзогенные вещества, в частности, антибиотики (пенициллин, сульфаниламиды), а также ионы тяжёлых металлов. Типичными представителями альбуминов являются *лактальбумин* – белок молока и *овальбумин* – яичный белок. Существуют и растительные альбумины, такие как *лейкозин* пшеничного зерна (от греч. leukos – белый), *легумин* и *легумелин* из семян гороха (от лат. названия семейства бобовых *Leguminosa*).

\*Например, пепсин – фермент желудочного сока (от греч. peptos – *переваривать*), фибрин – волокнистый белок, обеспечивающий процесс свёртывания крови (от лат. fibra – *волокно*) и т. д.

\*\*М.м. альбумина – одного из самых низкомолекулярных белков плазмы – составляет 69 kDa; М.м. преальбумина – 61 kDa.

**Альбумин-глобулиновый коэффициент.** Отношение содержания в плазме альбуминов к глобулинам. При воспалительных заболеваниях (а также при многих других патологических процессах) повышается содержание в плазме  $\gamma$ -глобулинов. При этом общее количество белков плазмы остаётся приблизительно тем же, поскольку одновременно снижается содержание альбуминов, в результате чего снижается *альбумин-глобулиновый коэффициент*.

**Альвеола.** От лат. alveolus – *желобок* < alveus – *жёлоб*. 1. Пузырьки в лёгких, обвитые сетью капилляров, и образующие основную ткань органа, как бы висящую на ветвях бронхиального “дерева”. Иначе, структура, относящаяся к респираторной бронхиоле (см. **Бронхиолы**). Альвеолы лёгких не спадаются в результате действия сил поверхностного натяжения воды, поскольку особые клетки в лёгких выделяют вещества, действующие как детергенты, снижающие поверхностное натяжение

водной плёнки. 2. Лунки (углубления) в челюсти, где располагаются корни зубов. 3. В анатомии – структурная единица железы. Синоним – *ацинус*.

**Альгинаты.** От лат. *alga (algae)* – *морская трава, водоросль*. Соли кислотных полисахаридов. Получают из бурых водорослей.

Используются в качестве сырья для изготовления синтетического шёлка. Показано, что альгинаты могут стать новыми компонентами для производства перспективных типов миниатюрных аккумуляторов, применяемых в различных электронных устройствах.

**Альгиновые кислоты.** От лат. *alga (algae)* – *морская трава, водоросль*. Кислые, линейные полисахариды, построенные из остатков уроновых кислот ( $\beta$ -D-маннуроновой и  $\alpha$ -L-гулууроновой кислот, связанных 1→4 гликозидными связями) и содержащиеся в бурых водорослях (в частности, в “морской капусте” – ламинарии), а также в некоторых бактериях. Представляют собой структурные вещества, относящиеся к природным гелеобразователям.

**Альгология.** От лат. *alga* – *морская трава* (англ. *seaweed* – *морская водоросль*), *поросль*. Раздел ботаники, изучающий водоросли.

**Альдогексозы.** Гексозы\*, содержащие *альдегидную группу*. К альдогексозам относятся глюкоза\*\*, аллоза, альтроза, манноза, гулоза, идоза, галактоза и талоза.

\*От греч. *hex* – *шесть* и суффикса “оза”, обозначающего сахара (молекулы, в которых шесть атомов углерода).

\*\*Другое название глюкозы – декстроза (правовращающий сахар, от лат. *dexter* – *правый*).

**Альдозы.** Моносахариды (триозы, пентозы и гексозы), содержащие *альдегидную группу*, откуда и возникло название. Образуются при окислении первичной спиртовой группы многоатомных спиртов – глицерина, ксилита и сорбита (соответственно, альдотриозы, альдопентозы и альдогексозы).

**Альдостерон\*.** Самый мощный минералкортикоид. Стероидный гормон клубочкового слоя коры надпочечников у позвоночных животных, участвующий в процессах водно-солевого обмена (освобождается при дегидратации организма или солевой недостаточности и влияет на работу  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы). Мишенью альдостерона служит эпителий\*\* дистальных извитых канальцев нефронов и собирательных трубок в почках, в результате чего  $\text{Na}^+$  и вода подвергаются реабсорбции из первичной мочи (задерживающее соль действие). Альдостерон влияет также на эпителий кишечника, потовых и слюнных желез, а у водных животных на жабры. Проникая через плазматическую мембрану, связывается с рецепторами цитозоля (РЦ), представляющими собой кислые белки. В общем смысле, *альдостерон* – регулятор водно-солевого обмена. В свою очередь синтез и активность альдостерона находится под контролем кортикотропина и ренин-ангиотензиновой системы.

Антагонистом альдостерона является препарат верошпирон (альдактон), относящийся к *спиронолактонам*, который применяется в клинической практике как мочегонное средство.

\*Впервые был изолирован Симпсоном и соавт. (Simpson A.S. et al., 1953) из жирорастворимой фракции экстрактов коры надпочечников.

\*\*Альдостерон стимулирует экспрессию эпителиальных натриевых каналов (ENaCs) на плазматической мембране и, тем самым, увеличивает реабсорбцию и транспортировку в плазму крови ионов натрия из первичного филтратата.

**Альтернативный.** От лат. *alternativus* – *могущий быть выбранным*. Допускающий одну из возможностей. Обычно, взаимоисключающий. Например, *альтернативный* признак, *альтернативный* сплайсинг (см. **Сплайсинг альтернативный**).

**Альтруизм.** От фр. *altruisme* < лат. *alter* – *другой*. В биологическом смысле – поведение особи, способствующее выживанию (или даже точнее, благополучию) другой особи, за счёт собственного благополучия (жертвенное поведение). Понятие противоположно по смыслу слову “эгоизм”. В научной литературе встречается, например, сочетание “альтруистичный ген”

**Альфакторный.** От лат. (*al*)*ius* – *иной, другой* и *factum* – *действие*. Относящийся к обонянию, прежде всего, к восприятию феромонов. Альфакторные метки часто оставляют хищники на своей территории. Известно, что их оставляли ещё динозавры (хищные тератозавры) при общении между разными полами. Интересно добавить, что в выборе полового партнёра люди, как и животные, в значительной степени “идут на поводу” у своего обоняния.

**Альфа-протеобактерии.** От греч. буквы альфа (Α, α), подчёркивающей первостепенность и *protos* – *первый*. Буквально, *первобактерии*. Считается, что некоторые аэробные бактерии, родственные современным альфа-протеобактериям, вступили в симбиоз с некими клетками-предшественниками и положили начало эукариотическим клеткам, образовав в них митохондрии\* (см. **Митохондрии**).

\*Филогенетическое древо жизни, построенное на основе анализа первичной последовательности генов рРНК, предполагает, что родоначальниками митохондрий послужили древние альфа-пурпурные бактерии.

**Альфа-редуктаза (5-альфа-редуктаза).** Фермент, превращающий тестостерон в активный дигидротестостерон (ДГТ) (см. **Дигидротестостерон**). Повышенная концентрация ДГТ в ткани предстательной железы приводит к её доброкачественной гиперплазии. При дефиците 5-альфа-редуктазы у плода с нормальным кариотипом 46XY после рождения проявляется состояние организма, описываемое по внешним анатомическим признакам как промежуточное между мужским и женским полом (интерсексуальное состояние).

**Альфа-токсин.** Один из экзотоксинов, выделяемых клостридиями\*, в частности, бактерией *Clostridium perfringens*, ответственной за развитие газовой гангрены иногда развивающейся при огнестрельных ранениях. Токсин представляет собой фермент *лецитиназу*, гидролизующую лецитин плазматической мембраны, что вызывает её повреждение, а клетки приводит к массовой гибели.

\*Известно 12 летальных токсинов, из которых 5 ферменты (ДНКаза, коллагеназа, гиалуронидаза и протеаза с гемолитическим и некротизирующим действием).

**Альфоидная ДНК (alphoid DNA).** От словосочетания “альфа-сателлитная” ДНК и греч. *eidos* – *сходство, подобие*. Наиболее распространённый тип *центромерной* ДНК\*. Впервые была обнаружена у зелёных мартышек (род *Cercopithecus*). Представлена тандемными повторами, состоящими из последовательностей длиной около 170 п. н\*\* и занимающими участки генома длиной от 250 тыс. до 5 млн. п. н (в совокупности до 3 % генома). Из-за наличия большого количества нуклеотидных замен обладает хромосомной специфичностью (последовательность, отличающаяся у разных пар хромосом одной и той же клетки), в связи с чем, широко используется как удобный хромосомный маркер\*\*\* (см. **Сателлитная ДНК**).

\*ДНК, которая образует хромосомные центромеры.

\*\*У человека “альфа-сателлитная” ДНК – это повторяющаяся единица длиной в 171 пару нуклеотидов, входящая в состав центромер (см. **Центромера**).

\*\*\*Например, в пренатальной диагностике синдрома Дауна с помощью метода гибридизации *in situ* для маркирования в интерфазных клетках отдельных хромосом применяют соответствующие зонды.

**Alu-повторы.** Транскрибирующиеся последовательности, относящиеся к классу мобильных элементов-SINE (см. **Элементы-SINE**). Своё название получили от эндонуклеазы (рестриктазы *AluI*\*), расщепляющей эти последовательности в единственном сайте, расположенном на расстоянии 170 п. н. от начала повтора. Относятся к семейству высокочастотных, интерсперсионных (диспергированных) последовательностей ДНК, длиной около 300 п. н., находящихся в некодирующих районах генома (обычно между генами или внутри интронов\*\*). Время от времени Alu-повторы способны к самокопированию и беспорядочному встраиванию своих копий в различные сайты той же самой или другой хромосомы. Как правило, такое встраивание Alu-повторов не отражается на функциональной активности соседних с ними генов. О функциях этих элементов генома пока мало известно. Считается, что они подвержены так называемому “А-И-редактированию” РНК-транскриптов, и этот процесс особенно активно протекает в клетках головного мозга (см. **А-И-редактирование**). Копийность Alu-повторов характеризуется ярко выраженным полиморфизмом\*\*\*. Alu-повторы обнаружены только у приматов

и человека; у других видов встречаются Alu-подобные элементы. Их присутствие в тех или иных местах хромосом может служить показателем степени родства между различными людьми и принадлежности к той или иной популяции, особенно если полиморфизм Alu-повторов совпадает для многих участков генома\*\*\*\*. Возможно, что Alu-повторы являются рибосомными псевдогенами. Их происхождение также связывают с генами 7SL-РНК сигнал узнающих частиц. Синонимы – *Alu-элементы*, *Alu-последовательности*.

\*В свою очередь, название рестриктазы обозначает источник её получения азотфиксирующие бактерии *Arthrobacter luteus*.

\*\*Могут изредка включаться в матричные РНК, в которых и обнаруживаются.

\*\*\*В геноме человека обнаружено около 1 миллиона копий Alu-повторов (на их долю приходится до 10 % суммарной ДНК человека), в то же время в геноме шимпанзе Alu-повторов в два раза меньше, а в геноме орангутанга меньше в двадцать раз! Вполне возможно, что следствием последнего обстоятельства является высокая стабильность генома орангутана по сравнению с геномами шимпанзе и, особенно, человека.

\*\*\*\*Поскольку встроившиеся Alu-повторы могут оставаться на новом месте непредсказуемо долго, их присутствие в определённых хромосомах может служить показателем степени генетического родства между людьми и их принадлежности к той или иной популяции. Так анализ 100 полиморфизмов Alu-повторов у людей, родившихся в Азии, Европе и Африке (южнее Сахары), позволил выделить четыре различные группы, из которых две целиком состояли только из африканцев (при этом одна из них полностью была образована камерунскими пигмеями *мбути* (народность Биака или Баака?)). Третья и четвёртая группы включали только европейцев или только уроженцев Восточной Азии.

**Амавроз.** От греч. amauros – *темнота* и -osis – *состояние*. Поражение зрительного анализатора, расположенного в затылочной доле головного мозга, приводящее к полной слепоте при сохранении тканей глаза и зрачкового рефлекса (см. **Гемианопсия**).

**Амакриновые клетки.** От греч. (ama)uros – *темнота* и krino – *выделяю*. Промежуточные нейроны сетчатки глаза, лежащие между рецепторными клетками (колбочками и палочками) и ганглиозными клетками, представляющими собой конечный уровень обработки зрительных сигналов в глазу. Длинные аксоны ганглиозных клеток покидают сетчатку в слепом пятне и образуют зрительный нерв (тракт). К промежуточным клеткам также относятся *биполярные клетки* и *горизонтальные клетки*.

**Аманитин ( $\alpha$ -аманитин).** От названия бледной поганки *Amanita*. Грибной токсин (бициклический октапептид), яд бледной поганки (*Amanita pelucida*, *Amanita phalloides*), способный ингибировать

эукариотические РНК-полимеразы: РНК-полимеразу II аманитин подавляет при концентрации 1 мкг/мл; РНК-полимеразу I при концентрации 100 мкг/мл, а РНК-полимераза III остаётся активной вплоть до концентрации 1 мг/мл. Бледная поганка продуцирует также и другие токсические пептиды, такие как *фаллоидин* и *фаллоин* (см. **Фаллоидины, Аматооксины**). Синоним – *аматоксин*. Случайное употребление в пищу бледной поганки приводит к тяжелейшему отравлению, приводящему к некрозу печени и смерти. Спасти пострадавшего человека может только пересадка печени.

**Аматооксины.** От названия бледной поганки *Amanita* и греч. *toxikon* – *яд*. Токсины бледной поганки и некоторых других грибов, представляющие собой кольцевые *октапептиды*, блокирующие у человека работу печени (под действием аматоксинов печень теряет способность контролировать уровень ГАМК в организме, а в тяжёлых случаях отравления и вырабатывать тромбопластин) (см. **Фульминантный**). В результате прекращается передача нервных импульсов в ГАМК-зависимых нейронах ЦНС, что и приводит к смерти. Один из представителей аматоксинов – *аманин* (особенно токсичен для клеток печени и почек).

**Амбер-кодон.** От англ. *amber* – *янтарный* (жёлтый). Триплет UGA (УГА) – один из терминирующих (бессмысленных) кодонов (стоп-кодонов), обрывающих трансляцию (обуславливающих терминацию белкового синтеза) (см. **Терминирующие кодоны**).

**Амбер-мутация.** Мутация в кодирующем триплете, приводящая к появлению амбер-кодона.

**Амбер-супрессоры.** От англ. *amber* – *янтарный* и лат. *suppressor* – *укрыватель, подавитель*. Мутантные тРНК-овые гены, кодирующие тРНК, несущие антикодон, способный узнавать терминирующий кодон UGA (УГА).

**Амбидекстрия.** От лат. *ambo* – *оба, двое*, *dexter* – *правый* и *-ia* – *условия*. Буквально, “праворукость”. Одинаковое владение обеими руками. Обычно амбидекстрия свойственна переученным левшам.

**Амбоцептор.** От лат. *ambo* – *оба (тот и другой)* и *рецептор*. Переносчик сигнала – медиатор, трансмиттер (нейротрансмиттер).

**Амброзия.** От греч. *ambrosia* – *бессмертный*, где *a* – частица отрицания и *brotos* – *смертный*. 1. Травянистые растения семейства сложноцветных\*. 2. Бело-розовые налёты, образованные мицелием некоторых сумчатых грибов, на стенках древесных ходов\*\*, прогрызенных личинками жуков-короедов.

\*Их пыльца обладает ярко выраженными аллергенными свойствами.

\*\*Чаще встречаются под корой на границе с лубяной древесиной.

**Амбулакральная система.** От лат. *ambulacrum* – *хождение*. Особая система целомических каналов, заполненных жидкостью, схожей с морской водой, в теле иглокожих (морских звёзд, офиур). Жидкость

амбулакральной системы обеспечивает передвижение морских звёзд по дну (скорость движения звезды около 8 см/мин).

**Амбулакральный.** От лат. *ambulacrum* – *хождение*. 1. Относящийся к амбулакральной системе полостей и каналов, способствующих передвижению иглокожих и транспорту внутри тела газов (например, амбулакральная ножка). 2. Такое же название носят и скелетные структуры, например, амбулакральные (или *оральные*) известковые пластинки – двухрядные скелетные образования, расположенные в лучах у морских звёзд (прикрывают сверху амбулакральную борозду). Кнаружи от этих пластинок в каждом луче по обеим сторонам располагаются *адамбулакральные* пластинки. К этим пластинкам прикрепляются иглы. 3. Амбулакральная бороздка (*амбулакр*) у иглокожих. Ещё один пример – *амбулакральное ротовое щупальце* у офиур. 4. Ходильная (амбулакральная) нога у насекомых и их личинок.

**Амелификация.** От англ. *amel* (*enamel*) – *эмаль* и лат. *facio* – *делать, совершать, изготавливать*. Процесс образования зубной эмали. Синоним – *амелогенез*.

**Аменорея.** От греч. частицы отрицания *a*, лат. *mens* – *месяц (месячные)* и греч. *rho* (*reo*) – *теку*. Отсутствие или прекращение менструаций. Прекращение менструаций в молодом возрасте, как правило, связано с развитием опухоли, состоящей из пролактин-секретирующих клеток. Может сопровождаться не связанной с родами галактореей (истечением молока из грудных желёз).

**Аменсализм.** От греч. частицы отрицания *a* и лат. *mensa* (*mensae*) – *стол*. Тип *коакций*, при котором один вид, называемый *аменсалом*, находится в состоянии угнетения (подавления) другим видом, называемым *ингибитором*. Другими словами, это “прямая конкуренция в одном направлении”\*, представляющая собой форму сосуществования видов, полезную для одного и вредную для другого. Угнетение или торможение роста аменсала происходит обычно с помощью продуктов выделения вида ингибитора. Инструментом аменсализма могут быть антибиотики многих грибов и бактерий, или токсические вещества, как, например, выделяемые корнями ястребинки (*Hieracium pilosella*), вытесняющей другие однолетние растения и формирующей чистые заросли на больших площадях. По терминологии разных авторов *аменсализм* соответствует *антагонизму* и *антибиозу* (см. **Коакции**, **Комменсализм**).

\*По выражению Одума (Odum E.P., 1959), которому принадлежит термин *аменсализм*.

**Амёбоциты.** От греч. *amoibo* – *изменчивая* и *kytos* – *клетка*. 1. Подвижные клетки беспозвоночных животных, гомологичные фагоцитирующим лимфоидным клеткам и клеткам крови позвоночных. 2. Клетки мезоглеи у губок, иглокожих и других беспозвоночных, участвующие в переваривании пищевых частиц и экскреции. На клеточной поверхности несут иммуноглобулиноподобные структуры. Считается, что амёбоциты представляют собой аналоги клеток лимфоидных органов

и фагоцитирующих клеток крови позвоночных животных (см. **Хоаноциты**). Синоним – *амёбоидные клетки*.

**Амёбы (Lobosea)\*.** От греч. amoibo – *изменчивая*. Класс одноклеточных, в основном свободноживущих и реже паразитических организмов, встречающихся повсеместно в водных и наземных биотопах – самых примитивных простейших, меняющих форму тела (англ. disguises – *обманчивая внешность* – организмы с амёбоидным поведением). Перемещаются, образуя псевдоподии (ложножки). Разнообразие амёб представлено широким спектром локомоторных, веерообразных, лопатовидных и т. д. форм и различным строением поверхности клетки. Цитоплазма клетки подразделяется на прозрачную *гиалоплазму* и *гранулоплазму*, содержащую органеллы, пищеварительные вакуоли и различные включения. Среди амёб встречаются как одноядерные, так и многоядерные виды\*\*. Размножаются амёбы только бесполом путём. Амёбы были открыты в 1755 г. немецким натуралистом Августом Розенгофом. Систематика амёб (на уровне видов) до сих пор до конца не разработана. В настоящее время ведётся поиск молекулярных маркёров\*\*\* – амёбозоо-специфических генов, отграничивающих друг от друга морфологические виды (такие гены называют *гены ДНК-баркоды*). С помощью таких маркёрных генов, отыскиваемых в тотальной ДНК, выделенной из природных местообитаний амёб, учёные пытаются определить “скрытые” виды амёб. Синоним – *протеус (proteus)*.

\*Голые амёбы называются также *лобозными амёбами*. У раковинных амёб цитоплазматическое тело заключено в раковину, состоящую из мелких песчинок или кремниевых панцирей других простейших – строительного материала, накапливаемого в цитоплазме и синхронно выбрасываемого перед делением клетки на её поверхность.

\*\*Гигантские клетки амёбы *Chaos chaos* содержат множество ядер, чем и решают проблему ядерно-плазменных отношений.

\*\*\*Обычно используются гены, кодирующие 18sРНК малой субъединицы рибосом, но у амёб они плохо амплифицируются.

Интересно отметить, что в ядре *Amoibo dubia* содержится в 200 раз больше ДНК, чем в клетках человека.

**Амелобласты.** От англ. amel (enamel) – *эмаль* и греч. blastos – *росток*. Клетки, образующие в процессе эмбриогенеза эмаль зуба (секретирующие эмаль зуба). Представляют собой клетки внутреннего слоя эмалевого органа формирующегося зуба. Синоним – *адамантобласты, энамелобласты*.

Выделен ген, отвечающий за развитие зубной эмали (см. **Амелогенин**).

**Амелогенин.** От англ. amel (enamel) – *эмаль* и греч. genan – *порождать*. Ген, отвечающий за развитие зубной эмали. Ранее уже было известно, что он кодирует один из факторов транскрипции, который участвует в формировании иммунного ответа, развитии нервной системы и кожных покровов (типичный *плейотипический ген*). Обнаружено,

что у животных, нокаутированных по этому гену, образуются рудиментарные зубы, лишённые эмали. Ген (аллель) амелогенина, локализованный в Y-хромосоме, на 6 пар оснований длиннее, чем аллель, принадлежащий X-хромосоме. Различия легко выявляются при электрофорезе, что позволяет устанавливать пол человека, от которого была получена ДНК (см. **Амелобласты**).

**Амелогенины.** От англ. amel (enamel) – *эмаль* и genap – *порождать*. Белки, играющие ключевую роль в раннем морфогенезе зубов. Регулируют образование кристаллов гидроксиапатита (см. **Дентин**). По окончании формирования кристаллической структуры зуба (эмали зуба) амелогенины разрушаются. При попадании в организм ребёнка избыточного количества фтора амелогенины остаются внутри прорезывающегося зуба и в кристаллической структуре эмали возникают пустоты (см. **Флюороз**).

**Амигдалин.** От имени древнегреческой богини красоты и молодости *Амигдалы*. Гликозид косточковых растений из семейства розоцветных (абрикос, горький миндаль\*, вишня, слива, персик), представляющий собой сочетание дисахарида гентиобиозы и агликона, состоящего из остатков синильной кислоты и бензальдегида. В желудке под действием фермента эмульсина\*\* амигдалин расщепляется с освобождением синильной кислоты (цианида)\*\*\*, бензальдегида и двух молекул глюкозы. Синильная кислота отщепляется также и от других растительных гликозидов, таких как *лауроцеразин* (содержится в листьях лавровишневого дерева) и *линамарин* (гликозид льна). Цианиды содержатся и в некоторых других растениях, например, в пассифлоре, на которой кормятся гусеницы *геликонид*, также накапливающие цианиды, что препятствует их поеданию птицами (см. **Цианокобаламин**).

\*В очищенных зёрнах горького миндаля содержится около 3% амигдалина. Некоторые авторы обозначают амигдалин как витамин B<sub>17</sub>?

\*\*Фермент *эмульсин* (комплекс проназина и прозназы) также присутствует в плодах косточковых растений.

\*\*\*Именно поэтому противоядием при отравлении цианидами служит глюкоза. Вспомните безуспешную попытку князя Феликса Юсупова с компанией убить Григория Распутина, предложивших ему пирожное, отравленное цианистым калием.

**Амиктические самки.** От греч. частицы отрицания *a* и фр. *mixte* – *смешанный*. Поколение самок при гетерогонии, например, у коловраток, размножающихся только путём диплоидного партеногенеза. Развиваются из оплодотворённых покоящихся яиц. Напротив, *миктические* самки откладывают редуцированные гаплоидные яйца, из которых партеногенетически развиваются карликовые самцы\*, или же после оплодотворения такие яйца становятся покоящимися (см. **Гетерогония, Яйца покоящиеся**).

\*Самцы двуполого поколения при гетерогонии часто бывают значительно мельче самок и живут меньше.

**Амилаза.** От греч. *amylum (amylon)* – *крахмал* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент\*. Деполимераза – гидролитический фермент (гликозил-гидролаза), расщепляющий крахмал до олигосахаридов (сначала до декстринов, а затем до солодового сахара *мальтозы*). Существуют три типа амилазы –  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ , различающиеся молекулярной массой и источником образования. Альфа-амилаза присутствует в слюне и в поджелудочном соке. Сладкий вкус зрелых плодов и солода – результат активности соответственно бета- и гамма-амилазы. Геном млекопитающих содержит множество копий гена АМУ1, кодирующего  $\alpha$ -амилазу, причём их количество варьирует у разных видов животных и даже у разных людей. У человека обнаружено наибольшее число копий этого гена, что отражает эволюционное приспособление к характеру питания, изменившемуся с появлением земледелия и, как следствие, увеличением объёмов потребляемого в пищу крахмала (растущий, активно работающий мозг требовал больше глюкозы). Таким образом, амилаза человека – это продукт пищевой адаптации. Синонимы – *диастаза*, *птиалин* (см. **Птиалин**).

\*Амилаза – первый из выделенных ферментов, описанный в 1833 г. французским биохимиком Пайя. В 1898 г. другой француз Дюкло предложил простой способ давать названия ферментам, добавляя суффикс “аза” к корню названия вещества, на которое действует данный фермент.

**Амилоза.** От греч. *amylum (amylon)* – *крахмал* и суффикса “оза”, указывающего на то, что это сахар. Один из основных полисахаридов крахмала (растворимый в воде неразветвлённый (линейный) крахмал\*, цепь которого образована 200–300 остатками глюкозы). В амилозе молекулы глюкозы связаны между собой гликозидной связью C<sup>1</sup>–C<sup>4</sup>. В состав крахмала входит также *амилопектин*, в котором за счёт гидроксильных групп C<sup>1</sup> и C<sup>6</sup> осуществляется также ветвление молекулы крахмала\*\*.

\*При продолжительном кипячении 15–25 % амилозы переходит в раствор в виде коллоида (варка киселя).

\*\*Амилоза и амилопектин относятся к *полиглюкозанам*.

**Амилоидоз.** От греч. *amylum (amylon)* – *крахмал*, *eidos* – *сходство* и *-osis* – *состояние* (условия). Нарушение обменных процессов неясной этиологии, приводящее к внеклеточному накоплению в тканях организма амилоидных веществ (различных амилоидных протеидов, для которых характерна цепная реакция изменения конформации и слипания, подобная той, которая наблюдается при нейродегенеративных заболеваниях) (см. **Болезнь Альцгеймера**). Клиницисты различают семейный, очаговый (нодулярный, когда скопления амилоида обнаруживаются под кожей и слизистыми оболочками), макулярный (пятнистый), также затрагивающий кожу, и сенильный (старческий) амилоидоз, при котором амилоидные протеиды накапливаются в сердце и стенках кровеносных сосудов. Синоним – *амилоидная дистрофия*.

В августе 2018 г. было объявлено о начале применения метода РНК-интерференции для терапии амилоидоза.

**Амилопектин.** От греч. *amylon* – *крахмал* и *pektos* – *свернувшийся*. Резервный, сильно разветвлённый (в отличие от линейной *амилозы*) полисахарид  $\alpha$ -D-глюкозы, запасующийся в *амилопластах*. Представляет собой компонент обычного крахмала. Включает сотни тысяч остатков глюкозы (М. масса до  $10^8$  Da).

**Амилопласты.** От греч. *amylon* – *крахмал* и *plastos* – *вылепленный*. Лейкопласты растительных клеток, единственная функция которых сводится к образованию и откладыванию крахмальных зёрен. Присутствуют главным образом в запасующих органах (корневищах, клубнях, эндосперме и т. п.) (см. **Хилум**).

**Аминазин.** Нейротропное соединение, из группы транквилизаторов. Воздействует на ЦНС, понижая активность некоторых центров гипоталамуса.

**Аминоацилсинтетазы.** Ферменты, катализирующие реакцию образования аминоацил-АМФ (активированной аминокислоты и пирофосфата) при взаимодействии аминокислоты с АТФ, а также перенос активированной аминокислоты на транспортную РНК (тРНК) с образованием аминоацил-тРНК и свободного аденозинмонофосфата (АМФ). В каждой клетке должно быть по меньшей мере 20 различных *аминоацилсинтеаз* (по числу канонических протеиногенных аминокислот).

**Аминогликозиды.** Группа клинически значимых антибиотиков (около 20-ти), синтезирующихся различными микроорганизмами из родов *Micromonosporum* и *Streptomyces*, путём олигомеризации аминосахаров. В структуру таких олигосахаридных антибиотиков, как правило, входят *аминоциклитол\** или *2-дезоксистрептамин*, представляющие собой производные модифицированной *стрептозы* (сложного углевода) и *глюкозамина*. Аминогликозидные антибиотики подавляют процесс трансляции, связываясь с бактериальными рибосомами. Представителями семейства таких антибиотиков являются *гентамицин*, *неомицин\*\**, *стрептомицин* и *сизомицин*, активные против аэробных грамотрицательных бактерий и, в частности, против *Pseudomonas* и *Mycobacterium tuberculosis*.

\*В случае стрептомицина – *стрептидин*.

\*\*Интересно отметить, что в 2018 г. был обнаружен противовирусный (противогерпесный) эффект неомицина у мышей. Оказалось, что иммунные клетки мышей, подвергшихся воздействию антибиотика, синтезируют рецептор, который реагирует на неомицин как на вирусную инфекцию. В результате возрастает экспрессия генов, стимулируемых интерферонами. (По сообщению The Scientist).

**Аминокислоты.** Органические соединения, обладающие свойствами карбоновых кислот и аминов (что и определило их название).  $\alpha$ -Аминокислоты\* относятся к важнейшей группе метаболитов,

из которых построены белки. В белках встречаются 20 основных (*природных, канонических или протеиногенных*) левовращающих изомеров аминокислот\*\* (L-аминокислот, см. **Хиральность**), которые по своим химическим свойствам подразделяются на 4 группы: 1. *Нейтральные неполярные* – аланин (Ala), глицин (Gly), Валин (Val), лейцин (Leu), изолейцин (Ile), метионин (Met), *аминокислота* пролин (Pro), фенилаланин (Phe) и триптофан (Trp). 2. *Нейтральные полярные* – аспарагин (Asn), глутамин (Gln), тирозин (Tyr), треонин (Thr), серин (Ser) и цистеин (Cys). 3. *Основные* (положительно заряженные) – аргинин (Arg), гистидин (His) и лизин (Lys). 4. *Кислые* (отрицательно заряженные) – аспарагиновая кислота (Asp) и глутаминовая кислота (Glu). В кишечнике аминокислоты, полученные в результате переваривания белков, переносятся через щёточную каёмку с помощью ряда активных переносчиков, через Na<sup>+</sup>-зависимый и Na<sup>+</sup>-независимый механизмы. Организм человека нуждается в десяти незаменимых аминокислотах, в число которых входят аргинин, гистидин, валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин. В среды для культивирования клеток обязательно добавляют тирозин, цистин и глутамин, в котором особенно нуждаются трансформированные клетки.

\*Аминокислоты, в которых амино- и карбоксигруппа присоединены к одному атому углерода.

\*\*Интересен вопрос, почему “живое” отобрало, главным образом, левые протеиногенные аминокислоты и правые сахара? (см. **Хиральность**). В то же время у небольшого числа видов организмов в белках изредка встречаются как дополнительные (экзотические) аминокислоты (до 10-ти), так и D-аминокислоты. Так, некоторые D-аминокислоты (например, D-аспартат) служат нейромедиаторами в головном мозгу человека, а омары используют правые аминокислоты как сигнальные молекулы в процессе размножения и для поддержания правильного солевого баланса. Правые аминокислоты содержатся в олигопептидных ядах некоторых животных (в яде утконоса, в галлюциногенном для человека яде бесхвостых амфибий квакш-древотазов, называемых филломедузами (*Phyllomedusa bicolor*)) (см. **Биологический энциклопедический словарь**, 1989, стр. 672). Наконец, правые аминокислоты содержатся в бактериальных биоуплёнках (бактерии их используют также для коммуникации) и бактериальных пептидогликанах.

**Аминоны (амупона).** От греч. *амупеин* – *отгонять*. Защитные вещества (телергоны-репелленты\*), предохраняющие животных от нападения врагов (отпугивающие врагов) (см. **Телергоны**).

\*От лат. *repellentis* – *отгоняющий, отталкивающий*.

**Амитоз\*.** От греч. частицы *отрицания a* и митоз. Прямое деление ядра клетки. Наблюдается **только при бесполом размножении** у некоторых инфузорий при делении полиплоидного *макронуклеуса* – вегетативного (трофического) ядра, в котором процесс деления

не сопровождается конденсацией хроматина, образованием хромосом и разрушением ядерной оболочки (см. **Макронуклеус**). *Микронуклеус* (генеративное диплоидное ядро) делится, как и у всех других клеток, *митотически*.

\*Термин ввёл в 1882 г. Вальтер Флемминг (W. Flemming), а сам процесс впервые описал немецкий эмбриолог Р. Ремак (R. Remak).

**Аммонотелики.** От греч. ammoniakon – “смолистая камедь” (аммиак) и telos (англ. tail) – *конец, хвост*. Организмы, имеющие аммонотелический тип обмена, т. е. выделяющие в качестве “хвостового” (конечного) продукта азотистого обмена, наряду с мочевиной и токсичный аммиак. К аммонотеликам относятся, например, водные черепахи (см. **Урикотелики, Уреотелики**).

**Амнион.** От греч. amnion – *защитная зародышевая оболочка* (лат. amnis – *жидкость, влага*). Одна из зародышевых оболочек млекопитающих, образованная многослойным плоским эпителием и содержащая амниотическую жидкость (точнее, амнион – это мешок, заполненный жидкостью, в которой плавает эмбрион). В процессе эволюции амнион возник как приспособление для защиты эмбрионов от высыхания при развитии организмов вне водной среды, т. е. при переходе животных к жизни на суше (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих). Синонимы – *амниотический мешок, амниотическая оболочка, водная оболочка*.

**Амниоты.** От греч. amnion – *защитная зародышевая оболочка*. Высшие организмы (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), приспособленные к развитию на суше. Их зародыш, в отличие от зародышей *анамний*, имеет оболочку *амнион* и особый орган *аллантоис* (см. **Анамнии**).

**Амниоцентез.** От греч. amnion – *защитная зародышевая оболочка* и kentesis – *прокол, пункция* (puncture). Инвазивный (проводимый с помощью пункции) пренатальный тест, основанный на взятии амниотической (околоплодной) жидкости\* и кариотипическом анализе содержащихся в ней слущенных клеток эмбриона для определения наследственных заболеваний, обусловленных хромосомными, генными и другими отклонениями, а также для выяснения степени кислородного голодания плода. Содержащиеся в жидкости клетки можно выращивать *in vitro* и подсчитывать в них хромосомы. Исследуют также биохимические маркёры, связанные с теми или иными дефектами, с целью прогнозирования целесообразности дальнейшей беременности (если есть подозрения на аномальное развитие плода). Амниоцентез проводится на ранних сроках беременности (обычно на 14-й–18-й неделе) путём трансабдоминальной (через брюшину) аспирации жидкости из амниотического мешка. Наследственные заболевания на стадии эмбрионального развития можно определять также отбором ворсинок хориона (см. **Пренатальная диагностика**).

\*Несмотря на высокий уровень безопасности, *амниоцентез* иногда может спровоцировать выкидыш. В настоящее время разрабатываются альтернативные безопасные методы диагностики, основанные на обнаружении и анализе в материнской крови ДНК плода (техника “молекулярного счёта”) с целью выявления моногенных заболеваний, например, таких как муковисцидоз и серповидно-клеточная анемия.

**Ампакины.** Новый класс фармакологических стимуляторов памяти, увеличивающих уровень нейротрансмиттера глутамата в нервной ткани. Представляют собой позитивные регуляторы особых глутаматных рецепторов – рецепторов *альфа-аминометилизоксазолпропионовой кислоты* (АМПК), откуда и получили своё название. Улучшают память и внимание у больных шизофренией. К сожалению, потеря памяти становится всё более острой социальной и экономической проблемой, поскольку в развитых странах всё больше людей с возрастом страдают синдромом, получившим название “слабо выраженное ухудшение когнитивных функций” (“мягкие расстройства памяти”). Нередко этот синдром предшествует развитию болезни Альцгеймера, которая, как новая, грозящая человечеству эпидемия, объявлена важнейшей проблемой XXI века.

**Ампельные растения.** От нем. *Ampel* – *висячая лампа, висячая ваза для цветов* (ампля). Растения с длинными свисающими побегами. Обычно их культивируют с декоративной целью в амплях.

**Ампликон.** От англ. *amplicon* < *amplify* – *расширять (ся), развивать (ся)* и греч. *οπ (οπ)* – *совокупность*. Полная совокупность амплифицированных полинуклеотидных молекул, например, полностью собранный ДНК-ампликон (*fully assembled DNA amplicon*).

**Амплификация.** От лат. *amplificatio* (англ. *amplification*) – *расширение, умножение, увеличение числа (повышение силы)*.

1. Образование дополнительных копий последовательностей хромосомной ДНК\*. Копии могут быть *хромосомными* (находиться внутри хромосомы, т. е. располагаться вдоль по её ходу)\*\* или *экстрахромосомными*, как в случае амплификации рибосомных генов в созревающих ооцитах амфибий (см. **Экстрахромосомный**). Хотя геном ооцита только тетраплоидный, в профазе первого деления мейоза ооцит содержит не менее тысячи экстрахромосомных ядрышек, синтезирующих рибосомную РНК. При образовании половых клеток может происходить амплификация тандемных повторов в генах, что приводит к явлению, называемому *антиципацией*, и ответственному за ухудшение течения у потомков по сравнению с родителями некоторых наследственных заболеваний (см. **Антиципация, Динамические мутации**).

2. Многократное повторное копирование какого-либо участка молекулы ДНК (хромосомы) с помощью специальных ферментов в лабораторных условиях с целью увеличения количества ДНК.

\*Раньше использовали термин “избыточность генов”, а амплификацией называли только процесс увеличения числа внешних, по отношению к хромосоме, копий.

\*\*Такие копии могут быть представлены массивами повторяющихся одинаковых последовательностей, расположенных по отношению друг к другу тандемно (цугом), т. е. “голова-к-хвосту”.

**Ампула.** От лат. *ampulla* – *пузатая бутылка, фляга, флакон*. В анатомии термин используется для обозначения локального расширения полого органа (колбообразного расширения), например, начального отдела двенадцатипёрстной кишки (*ampulla duodenum*), расположенного сразу за привратником (греч. *pylorus*). Различают также *ампулу* прямой кишки.

**Ампулы Лоренцини\*.** Специализированные детекторы (электрорецепторы), благодаря которым акулы и родственные им виды ощущают чрезвычайно слабые электромагнитные поля, генерируемые другими животными.

\*Название дано по имени итальянского анатома Стефано Лоренцини, описавшего у акул в 1678 г. поры, которые усеивают переднюю часть их головы.

**Амфетамины.** Синтетические наркотики – сильные стимуляторы активности ЦНС (психостимуляторы), сходные по действию с алкалоидом эфедрином и другими симпатомиметическими аминами (см. также **Прозак**). Амфетамины повышают в ткани головного мозга концентрацию нейромедиатора дофамина. Используются довольно часто необоснованно для лечения различных депрессивных состояний у человека. Обладают побочными эффектами, в частности, вызывают немотивированную агрессивность и жестокость, поэтому используются западными спецслужбами для модификации личности солдат и наёмников в современных военных конфликтах.

$\alpha$ -Метилфенэтиламин (метиламфетамин) под названием “первитин” широко применялся в немецко-фашистской армии как биостимулятор; его добавляли в пищевой паёк как обязательный компонент суточного рациона танкистов, лётчиков и моряков. В комплексе с кофеином и кокаином первитин позволял, например, подводникам не спать до семи суток. Подобные биостимуляторы могут использовать для повышения выживаемости террористы и диверсанты. Например, амфетамины, применяемые “игиловцами” в Сирии, известны под американским названием “*каптагон*”.

Тайские таблетки для похудения, отбивающие аппетит (читай, волю к жизни), также содержат амфетамин и поэтому официально запрещены к употреблению.

**Амфибии.** От фр. *amphibie* < греч. *amphibios* – *живущий повсюду*. Земноводные – животные (животные воды и суши). Имеют примитивные лёгкие, недостаточную активность которых компенсирует влажная кожа. Амфибии подразделяются на хвостатых (например, саламандры и тритоны) и бесхвостых (лягушки и жабы).

**Амфибиотический.** От греч. *amphi* (*ampho*) – *оба, с обеих сторон* и *bios* – *жизнь*. Например, *амфибиотический образ жизни*, при котором личиночная стадия развития происходит в водоёме, а имаго обитает в наземной (воздушной) среде, как, например, стрекозы (*Odonata*) и подёнки (*Ephemeroptera*).

**Амфиболики\*.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и мета(болизм). Промежуточные соединения (метаболиты, интермедиаты), вовлечённые в метаболические циклические пути, играющие как *анаболическую*, так и *катаболическую* роль. Поэтому такие метаболические пути называются *амфиболическими* путями промежуточного метаболизма. Так промежуточные соединения *цитратного* цикла\*\*, протекающего в матриксе митохондрий, включаются не только в катаболические, но и во многие биосинтетические процессы, например, в процессы биосинтеза глюкозы, порфиринов и аминокислот. Митохондрии также поставляют в цитоплазму активированную уксусную кислоту (ацетил-КоА), включающуюся в синтез жирных кислот и изопреноидов\*\*\*.

\*Амфиболия (от греч. *amphibolia*) – *двусмысленность*.

\*\*Цикла трикарбоновых кислот, или цикла Кребса. Назван в честь английского биохимика немецкого происхождения Ханса Адольфа Кребса, который описал основные реакции аэробного окисления. Ему принадлежит также описание и орнитинового цикла синтеза мочевины. В 1953 г. Кребс получил Нобелевскую премию.

\*\*\*Ацетил-КоА, образующийся в матриксе митохондрий, не может проходить через внутреннюю митохондриальную мембрану. Поэтому ацетильный остаток конденсируется с оксалоацетатом с образованием цитрата, который переносится в цитоплазму по механизму антипорта с малатом, где снова расщепляется с образованием ацетил-КоА и оксалоацетата.

**Амфивазальный.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и лат. *vas* – *сосуд*. Термин, отражающий строение пучков сосудисто-волокнутой проводящей ткани, в которых ксилема находится в центре пучка, а её окружает флоэма.

**Амфигония.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон*, *gonia* – *рождение*. Способ размножения путём соединения мужской и женской гамет, т. е. с *сингамией* или *кариогамией* (см. **Кариогамия**, **Сингамия**). Синоним – *амфимиксис* (см. **Амфимиксис**).

**Амфикарпия.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон*, *karpos* – *плод* и *ia* – *условия, состояние*. Образование одним растением надземных и подземных плодов.

**Амфикрибральный.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и лат. *crebre* – *плотно, часто, густо*. Термин, отражающий строение пучков сосудисто-волокнутой проводящей ткани, в которых флоэма находится в центре пучка, а её окружает ксилема.

**Амфимиксис.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон*, *вокруг, около* и *mixis* – *смешивание, смешение*. Двойное оплодотворение. Обычный

способ образования семени путём оплодотворения яйцеклетки, т. е. путём слияния мужской и женской гамет (слияния ядер гамет, или *кариогамии* с образованием диплоидной *зиготы*). Синоним – *амфигония*.

**Амфипатичность.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и *pathos* – *страдание*. Свойство соединений, имеющих в молекуле одновременно гидрофильные и гидрофобные участки, как, например, в молекулах фосфолипидов. Синоним – *амфифильность* (см. **Амфифильность**).

**Амфиподы.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и *podos (pus)* – *нога*. Отряд широко распространённых ракообразных, носящих второе название, рачки-бокоплавцы.

**Амфипорин.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и *poros* – *отверстие*. Прогаптон, содержащийся в хоботке у немертин рода *Ampiporus* (от которых и получил своё название), а также у представителей родов *Lineus\** и *Drepanorus*. Амфипорин обладает ганглиоблокирующим никотиноподобным действием) (см. **Немертин, Прогаптоны**).

\*Интересно отметить, что длина *Lineus longissimus* достигает 30 м при ширине около 10 мм, что подчёркнуто в названии (*longissimus* – сильно удлинённый).

**Амфистомы.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и *stoma* – *рот*. Название паразитических червей-трематод (сосальщиков).

**Амфитокия.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон*, *tokos* – *роды* и *-ia* – *условия*. Форма партеногенеза, при которой из неоплодотворённых яиц развиваются и самки, и самцы. Характерна для однодомных тлей осеннего поколения (поколения полоносок). Синоним – *дейтеротокия*.

**Амфифильность.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и *phileo* – *люблю*. Свойство соединений, имеющих как *гидрофобные*, так и *гидрофильные* области. К амфифильным соединениям относятся, например, фосфолипиды, способные образовывать в воде малые супрамолекулярные структуры – *мицеллы*, а также *планарные* бислойные структуры – *биологические мембраны*. В липидах гидрофильные (полярные) группы, состоящие из заряженных (*цвиттерионных*) фосфолипидных головок, остатков сахара (в гликолипидах) или гидроксильной группы холестерина, обращены в сторону водной среды, тогда как гидрофобные области (ацильные “хвосты”) выталкиваются из воды, образуя внутреннюю часть двойного слоя\* (см. **Цвиттерионы**). Синоним – *амфипатичность*.

\*Занимают термодинамически наиболее устойчивое положение внутри бислоя.

**Амфифильный “завиток”.** От греч. *amphi* – *оба, с обеих сторон* и *phileo* – *люблю*. Участок в молекуле белка, расположенный на N-конце, в котором заряженные аминокислоты сгруппированы на одной стороне альфа-спирали, а незаряженные (неполярные) локализованы на другой стороне. Такие белки характерны для митохондрий и амфифильные “завитки” играют роль сигнальных участков\*, содержащих

от 12 до 80 аминокислотных остатков и обеспечивающих механизм транспорта белков в митохондрии (амфифильный “завиток” соединяется с участком (доменом) связывания *распознающего рецептора*, локализованного в наружной мембране митохондрий).

\*Иначе, *топогенных* (от греч. *topos* – место и *genan* – порождать) сигналов, определяющих место назначения белков.

**Амфицельные позвонки.** От греч. *amphi* – оба, с обеих сторон и *koilos* – полость (целом). Позвонки, имеющие двояковогнутое тело (торцевые поверхности вогнуты). Такие позвонки характерны для осевого скелета рыб, а также низших хвостатых и безногих амфибий (см. **Опистоцельные позвонки, Процельные позвонки**).

**Амфотерицин (амфотерицин В).** От греч. *amphoterios* – тот и другой. Амфотерный полиеновый антибиотик, выделенный из *Streptomyces nodasus* и обладающий противогрибковыми свойствами. По механизму действия представляет собой низкомолекулярное соединение, способное образовывать в липидных мембранах анионные каналы (связывает мембранный эргостерин) (см. **Эргостерин**). Обладает выраженным токсическим действием вследствие увеличения мембранной проницаемости, приводящей к нарушениям ионного баланса в клетках. В клинической практике применяется с осторожностью, поскольку обладает выраженным *нефротоксическим* действием (применение амфотерицина в липосомальных препаратах снижает его токсичность).

**Амфотерные вещества.** От греч. *amphoterios* – тот и другой. Вещества, связывающие в зависимости от рН среды протоны ( $H^+$ ) и гидроксильные ионы ( $OH^-$ ), способные вступать в химические реакции и как кислота, и как основание. К таким веществам относятся белки. Амфотерность белков плазмы крови позволяет им поддерживать постоянство рН крови, т. е. играть роль рН-буферов. Выраженные буферные свойства характерны, например, для гемоглобина, представляющего собой более слабую кислоту, чем угольная кислота ( $H_2CO_3$ ).

**Анабиоз.** От греч. *anabiosis* – оживление (возвращение), где *ana* – приставка со значением *вновь, опять* и *bios* – *жизнь*. Буквально, *оживление, возвращение к жизни*. 1. Состояние организма (животного или растения), при котором почти полностью прекращаются процессы жизнедеятельности (обмена веществ). 2. Состояние зимней спячки у животных, характеризующееся падением температуры тела (*гипотермией*). При анабиозе замедляется деятельность всех органов и резко снижается потребность организма в кислороде. Так, например, у сурков и хомяков температура тела во время зимней спячки падает с  $38^\circ C$  до  $1-4^\circ C$ . Анабиоз характерен в основном для беспозвоночных (насекомых и червей), а также для пойкилотермных позвоночных. Это состояние позволяет переживать неблагоприятные условия существования, такие как низкие или высокие температуры окружающей среды, отсутствие влаги (обезвоживание) или, наконец, временное

отсутствие доступной пищи\*. Например, самые живучие на Земле организмы – тихоходки (*Tardigrada*) в состоянии анабиоза способны переносить кратковременное нагревание до 150°C, заморозку до –270°C, высушивание длительностью до 2-х лет, вакуум, атмосферу, состоящую из углекислоты и сероводорода, высокое давление, высокие дозы радиации и условия Космоса (10 сут.)\*\* (см. **Криптобиоз, Гибернация**). В организме пойкилотермных позвоночных животных, способных переживать зиму (отрицательные температуры), например, у определённых видов лягушек обнаружены вещества-*криопротекторы*.

\*Очень мелкие млекопитающие с высоким уровнем теплопотери такие, как, например, *этрасская мышь*, способны временно впадать в оцепенение при ухудшении пищевой ситуации (отсутствие поедаемых насекомых).

\*\*От лат. *tarde* (*tardus*) – *медленно, замедленно* и *gradus* – *шаг*. Тихоходки обнаружены замороженными даже на Южном полюсе; они переносят длительное замораживание и полное высушивание, а в 2007 г. их выставляли за борт на МКС. При замораживании или высушивании они способны выкачивать воду из клеток и полностью прекращать экспрессию генов, а при попадании в воду снова оживать. Тихоходку образно называют “водяным медведем”. Из-за своих ошеломительных способностей, несмотря на ничтожный размер (0,1–1,2 мм), тихоходки воспринимаются как пугающие, монструозные, неземные существа. Особенно устойчив к стрессовым факторам среды, включая ионизирующее излучение вид тихоходки *Ramazzottius varieornatus*, у которой учёными из Токийского университета в 2016 г. был обнаружен специальный белок Dsup, защищающий ДНК от хаотичных повреждений (см. **Белок Dsup**).

**Анаболизм.** От греч. *anabole* – *подъём*. Совокупность обменных процессов (биохимических реакций) в организме, обеспечивающих *ассимиляцию* веществ, направляемых на образование составных частей клеток и их размножение. Анаболизм – синтез сложных молекул (белков, углеводов и липидов); в противоположность процессу *катаболизма*; протекает с накоплением энергии (см. **Катаболизм**).

**Анаболики.** От греч. *anabole* – *подъём*. Вещества, усиливающие анаболизм (биосинтез белка) и способствующие положительному балансу азота. Относятся к мужским половым гормонам и незаконно используются спортсменами в качестве *допинга*\*. Первое американское патентованное средство “дианабол” содержало метандростенолон (в просторечии, “метан”). “Большая пятёрка” стероидных анаболиков – *дианабол, нандролон, клибутерол, станозолол и метилтестостерон*. Анаболики эффективно “сжигают” жир, особенно эффективен клибутерол. Синоним – *анаболические стероиды*.

\*Приём спортсменами синтетических анаболических стероидов приводит к наращиванию мышечной массы и увеличению выносливости организма. К сожалению, многие новые синтетические анаболики,

например, *тетрагидрогестрион* (ТТГ) трудно обнаружить в организме спортсменов с помощью стандартных методов, используемых при допинг-контроле. В последние годы разрабатываются различные подходы “выключения” действия гена, кодирующего белок *миостатин*, останавливающий в норме рост мышечной ткани. При таком подходе бодибилдерам и спортсменам удаётся наращивать огромную мышечную массу (см. **Миостатин**).

**Анаболия.** От греч. *anabole* – *подъём*. Особая разновидность *филэмбриогенеза*, при которой эволюционные преобразования органов животных происходят путём добавления новых стадий в конце периода формообразования (см. **Архаллакис**, **Девияция**, **Филэмбриогенез**).

**Анакротический.** От греч. *ana* – *вверх* (англ. *upward\**) и *krotos* – *сильные толчки*. Относящийся к направленной вверх части записи артериального пульса (восходящей части пульсовой волны – *анакроты*). Анакротический пульс – медленно поднимающийся (малый) пульс.

\*Движущийся вверх.

**Аналептики.** От греч. *analeptikos* – *укрепляющий, тонизирующий* (англ. синоним *restorative* – *средство для приведения в сознание*). Фармакологические средства, возбуждающие центральную нервную систему. Первым известным аналептиком была камфора лавровая. К природным аналептикам, антагонистам барбитуратов, относится, например, *стрихнин*, а также препарат *бемегрид*, которые применяют при тяжёлых отравлениях снотворными препаратами.

**Анализатор.** От нем. *Analysator* < греч. *analysis* – *разложение*. Анатомо-физиологический аппарат, осуществляющий восприятие внутренних и внешних раздражителей, в состав которого входят специфический рецептор, центростремительные пути передачи сигналов и нервные центры в центральной нервной системе.

**Анализ “in silico”.** От лат. *in* – *в* и *silix (silicis)* – *кремень* (кремний). Компьютерный анализ нуклеотидных последовательностей, компьютерная сборка генома и его описание, а также выявление полного списка кодируемых белков с помощью специальных программ.

**Анамнии.** От греч. приставки *an* со значением отрицания и *amnion* – *защитная зародышевая оболочка*. Первичноводные позвоночные животные (круглоротые, рыбы, земноводные), зародыши которых лишены *амниона* (зародышевой оболочки) и *аллантоиса* (см. **Амниоты**). Синоним – *анамниоты*.

**Анаморфоз.** От греч. *anamorphosis* – *преобразование* (*ana* – *вновь*, *morphe* – *форма* и *-osis* – *состояние*). Постэмбриональное развитие, в процессе которого к телу личинки добавляются новые сегменты.

**Анандамид.** С санскр. “счастье”. Внутренний каннабиноид (“внутренняя марихуана” мозга), вырабатываемый мозгом аналог марихуаны, снижающий тревожность, снимающий депрессивное состояние и повышающий аппетит. Взаимодействуя со своими рецепторами на нейронах, вырабатывающих энкефалины

(в так называемых “гедонических точках”), стимулирует выработку энкефалинов и усиливает чувство удовольствия (см. **Энкефалины**). Анандамид применяют при тяжёлой *анорексии*.

**Анаплазия.** От греч. *ana* – *вверх, снова, обратно*, *plasia* – *образование* (*plasis* – *превращать, создавать*) и *-ia* – *условия*. Состояние раковых клеток в ткани, когда они утрачивают все признаки тканевой дифференцировки. Иначе, стойкая дедифференцировка (обратное развитие) клеток злокачественной опухоли. Такие клетки обычно имеют более округлую форму и утрачивают способность к “контактному торможению” по М. Аберкромби\*. Для анаплазированных раковых клеток характерна меньшая адгезия с волокнистым субстратом, чем для нормальных распластанных клеток. Синоним – *катаплазия*.

\*Итальянский учёный, который доказал, что для нормальных клеток (фибробластов), когда единственной доступной поверхностью оказывается поверхность соседних клеток, фибробласт останавливается; он не наползает на другие фибробласты. Подобное торможение отсутствует у инвазивных клеток (например, клеток саркомы) и скопление фибробластов не является для них барьером: клетки саркомы “взгромождаются” на фибробласты (см. **Контактное торможение**).

**Анаплеротические реакции (анаплеротические метаболиты).** От греч. *ana* – *вверх, снова, обратно* и *plero* – *пополнять*. Возмещающие реакции. Ферментативные процессы, пополняющие запас промежуточных продуктов обмена, например, в цитратном цикле. Анаплеротический характер носит деградация большинства аминокислот, которые могут превращаться в глюкозу и жирные кислоты. Важнейшей анаплеротической стадией в метаболизме высших животных является превращение пирувата в оксалоацетат, что позволяет включать в *глюконеогенез* пируватпоставляющие аминокислоты и лактат. Отсюда следует, что *глюконеогенез* поддерживается фактически за счёт деградации аминокислот\*.

\*В отличие от пирувата ацетил-КоА (CoA) не является анаплеротическим метаболитом, поскольку его углеродный скелет полностью окисляется до CO<sub>2</sub> в цитратном цикле. Отсюда следует, что жирные кислоты, поставщики ацетил-КоА, не могут участвовать в образовании глюкозы и поддерживать необходимый уровень сахара в крови. Поэтому при голодании в организме в первую очередь утилизируются не жиры, а белки (аминокислоты), которые, в свою очередь, могут также превращаться в жирные кислоты.

**Анастомозы.** От греч. *anastomosis* – *открытие* пути. Соединение, соустье, обеспечивающее короткий путь или доступ. Короткие кровеносные сосуды, способные к смыканию своего просвета и обеспечивающие дополнительные пути кровообращения. Артериовенозные *анастомозы* непосредственно связывают мелкие артерии с мелкими венами (или артериолы с венулами) и обеспечивают быстрый переход крови из артерий в вены. Например, они хорошо

представлены в плавательной перепонке стопы лягушки, или в акральных участках пальцев рук, ног и мочек ушей, где играют важную роль в терморегуляции\*. Существуют также анастомозы между лимфатическими сосудами, нервами и мышцами.

\*Эта система терморегуляции в совершенстве представлена в голых подушечках ног у полярных волков.

*“Исследовать – это видеть то, что видят все, но думать так, как не думает никто”.*

Ганс Селье

**Анасарка.** От греч. *ana* – *вверх, снова, обратно* и *sarcos* – *мясо* (живая плоть). Отёк кожи и подкожной клетчатки, а также внутренних органов, с выпотом большого количества жидкости (до 10-ти и более литров в сутки) в полости тела. Причина – недостаточность сердечной деятельности, в первую очередь, правой половины сердца (малого круга кровообращения) из-за нарушения сократительной функции миокарда, в результате чего снижается эффективность венозного вакуумного насоса и венозная кровь задерживается в периферических органах, коже и нижних конечностях. Вторично происходит усиление выпота жидкости через сосудистую (капиллярную) стенку и формируется отёк.

**Анатоксины.** От греч. *ana* – *подобный* и *toxikon* – *яд*. Обработанные и лишённые вредных свойств токсины, сохраняющие иммунологические свойства (антигенность). Применяются для иммунизации. Синоним – *токсоид* (похожий на токсин, или “как бы токсин”).

Создатель *анатоксина* против дифтерии французский микробиолог Г. Рамон (G. Ramon).

**Анатомия.** От греч. *anatome* – *разрезать, рассекать*. Наука, изучающая строение тела у живых организмов. Раздел общей морфологии. Анатомия человека – *антропотомия* (англ. *anthropotomy*).

**Анатропный семязачаток.** От греч. *ana* – *против* (вверх) и *tropos* – *поворот*. Семязачаток, ориентированный в своём росте в направлении плаценты, т. е. повернутый по отношению к своей семяножке на 180° (см. **Атропный, Кампилотропный**). Синоним – *обратный семязачаток*.

**Анафаза.** От греч. *ana* – *против* (вверх) и *phasis* – *появление, проявление*. Стадия митоза, описываемая как фаза движения хромосом\*, на которой главным событием является разделение центромерных районов, соединяющих гомологичные хроматиды, и расхождение дочерних хромосом к полюсам клетки в результате “анафазного натяжения” нитей веретена (“*фигура дочерних звёзд*”). Момент разделения центромерных районов и означает начало анафазы. Подразделяется на *анафазу А*, когда движутся хромосомы и *анафазу В*, когда друг от друга удаляются полюса клетки.

\*Стадия высокоупорядоченной пространственной и временной хореографии дочерних хромосом.

**Анафазный промоторный комплекс (APC).** Сложный белковый комплекс, отвечающий за входжение метафазной клетки в анафазу. Обеспечивает отбор белков, предназначенных для деградации, путём присоединения к ним молекул белка *убиквитина* (см. **Убиквитин**).

**Анафилаксия.** От греч. *ана* – *вверх* (англ. upward\*) и *aphylaxia* – буквально, *возрастающая беззащитность* (*phylaxis* – *защита, иммунитет*). Приобретённая форма повышенной чувствительности (реактивности) организма к антигенам, или по-другому, *гиперэргическая реакция немедленного типа*, обусловленная чрезмерно интенсивными взаимодействиями антител (IgE) с антигенами на тучных клетках (см. **Анергия**). При серотерапии и серопрфилактике может наблюдаться реакция организма немедленного типа называемая *анафилактическим шоком*. Анафилаксия проявляется увеличением проницаемости капилляров (и как следствие – отёками и падением кровяного давления), повышением кровотока в коже и слизистых оболочках, бронхоспазмом и другой клинической симптоматикой\*\* (см. **Сывороточная болезнь**).

\*Движущийся вверх.

\*\*Анафилактический шок начинается внезапно и проявляется в учащении пульса, нарушении кровообращения, затруднённом дыхании, рвоте и обмороке. Шок может угрожать жизни больного при параличе дыхательного центра.

**Анафилактоксины.** От греч. *ана* – *вверх* (англ. upward) и *aphylaxia* – *беззащитность* и *toxikon* – *яд* (токсин). Фрагменты белков системы комплемента, возникающие при её активации. Играть роль хемоаттрактантов, привлекающих лимфоидные клетки, вызывающие воспаление в очаги проникновения патогенов (см. **Комплемент**).

**Анаэробноз.** От греч. частицы отрицания *an*, *аёг* – *воздух* и *bios* – *жизнь*. Существование организма в отсутствие свободного кислорода.

**Анаэробный.** От греч. частицы отрицания *an*, *аёг* – *воздух* и *bios* – *жизнь*. 1. Биохимический процесс, сопровождающийся выделением энергии и протекающий в отсутствие кислорода, например, гликолиз. 2. Организм (клетка), способный существовать в отсутствие молекулярного кислорода (см. **Анаэробы**).

**Анаэробы.** От греч. частицы отрицания *an*, *аёг* – *воздух* и *bios* – *жизнь*. В общем смысле, организмы, способные жить в бескислородной среде. Чаще термин относится к анаэробным микроорганизмам. Так, например, *Escherichia coli* относится к факультативным анаэробам.

**Ангина.** От лат. *angina* – *удушьё* < греч. *angere* – *душить*. 1. Острое инфекционное заболевание, поражающее в первую очередь окологлоточные лимфатические ткани – лимфоаденоидное кольцо (нёбные миндалины) горла (англ. a throat infection – *инфекция горла*, *quinsy* – *острый тонзилит*). Различают несколько видов ангины: катаральную, фолликулярную, лакунарную, фиброзную, флегмозную, герпетическую и язвенно-плёнчатую. Миндалины поражаются и при других острых инфекционных заболеваниях, таких как скарлатина, дифтерия,

инфекционный мононуклеоз, а также при заболеваниях системы крови (например, агранулоцитозе, лейкозе). Более чем в 50 % случаев всех ангин причиной заболевания служит *β-гемолитический стрептококк группы А*. В недалёком прошлом стрептококковая ангина, неправильно леченная или не леченная, часто приводила к развитию приобретённых пороков сердца и к ревматоидным артритам (ревматической лихорадке; раньше это заболевание называли *ревматизмом*). 2. Ангина – “грудная жаба” (устр.) или *стенокардия* (см. **Антиангиальные средства, Стенокардия**).

**Ангиогамия.** От греч. *angeion* – *сосуд*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Слияние неподвижной яйцеклетки, заключённой в архегоний или оогоний, с проникающими в них сперматозоидами (см. **Гаметангиогамия**).

**Ангиогенез.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *genesis* – *происхождение, рождение*. Сосудообразование. Процесс роста нормальных кровеносных сосудов. Синонимы – *ангиопоэз, вазифакция, васкуляризация*.

**Ангиогенин.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *genap* – *порождать*. Фактор пептидной природы, стимулирующий образование кровеносных сосудов (*ангиогенез*).

**Ангиома.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *oma* – *вздутие, опухоль*. Сосудистая опухоль (состоит из новообразованных сосудов). Различают ангиому простую (плоскую) и пульсирующую (пещеристую, или кавернозную).

**Ангиопатия.** От греч. *angeion* – *сосуд*, *pathos* – *страдание* и *-ia* – *условия*. В общем смысле – заболевание кровеносных сосудов, например, церебральная ангиопатия.

**Ангиоспазм.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *spasma* – *длительное мышечное сокращение*. Нарушение механизма регуляции просвета мелких кровеносных сосудов.

**Ангиоспермы.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *sperm* – *семя*. Название покрытосемянных растений, семяпочки которых скрыты внутри завязи и семена погружены в околоплодник. К ангиоспермам относится большинство высших цветковых растений.

**Ангиостатины.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *states* – *стоящий, остановленный*. Регуляторы, подавляющие процесс васкуляризации опухоли (см. **Ангиогенез**). Факторы, перспективные для терапии опухолевых заболеваний.

**Ангиостомы.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *stoma* – *рот*. Название круглых червей.

**Ангиоэдема.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *oidema* – *разбухание, отёк*. 1. Отёк, возникающий на почве ангионевроза и связанный с нарушениями сосудодвигательных реакций. Синоним – *ангионевротический отёк*. 2. Отёк в виде опухоли во внутренних органах, вызванный резким освобождением гистамина при аллергических реакциях (см. **Эдема**).

**Ангиотензин I.** От греч. *angeion* – *сосуд* и лат. *tendere* – *натягивать, напрягать*. Декапептид, образующийся из ангиотензиногена плазмы крови под действием почечной протеиназы *ренина* (см. **Ренин**). Ангиотензин I

под воздействием пептидилдипептидазы А (иначе называемой *ангиотензинпревращающий фермент*) превращается в ангиотензин II (см. **Ангиотензин II**, **Ангиотензинпревращающий фермент (АПФ)**).  
Синонимы – *гипертензин, ангиотонин*.

**Ангиотензин II.** От греч. *angeion* – *сосуд* и лат. *tendere* – *натягивать, напрягать*. Гормоноподобный октапептид с нейромедиаторными свойствами, взаимодействующий с рецепторами почек, коры надпочечников, гипофиза, головного мозга, стенок кровеносных сосудов и сердца. Обладает многими физиологическими активностями: 1. Повышает кровяное давление путём суживания сосудов, прежде всего, сосудов почек. 2. Стимулирует синтез и секрецию корой надпочечников *альдостерона*, приводящего к задержке воды и натрия в почках. 3. В гипофизе стимулирует секрецию *вазопрессина* и *кортикотропина* (АКТГ). 4. Повышает тонус в нервных окончаниях (пластинках аксонов) симпатической нервной системы и ткани головного мозга. Является компонентом *ренин-ангиотензиновой* системы регуляции водно-солевого равновесия и артериального давления. Расщепляется под действием пептидазы-*ангиотенгиназы*.

**Ангиотензинпревращающий фермент (АПФ).** Экзопептидаза, превращающая неактивный полипептид ангиотензин I в активное сосудосуживающее вещество ангиотензин II. Одновременно АПФ разрушает *брадикинин*, обладающий сосудорасширяющим действием, до неактивного гептапептида. В клинической практике широко используются лекарственные препараты, подавляющие активность АПФ, что приводит к повышению активности калликреинкининовой и простагландиновой систем, в результате чего снижается артериальное кровяное давление (см. **Брадикинин**). Синоним – *ангиотензинконвертирующий фермент*.

**Ангиоэктазия.** От греч. *angeion* – *сосуд* и *ektasis* – *растягивающая сила*. Расширение просвета кровеносных сосудов (см. **Телеангиоэктазия**).

**Андрогамоны.** От греч. *andros* – *мужчина* и *gamos* – *брак*. Особые вещества, выделяемые мужскими гаметам (сперматозоидами), тормозящие движение спермиев. Считается, что андрогамоны предотвращают преждевременную растрату энергии спермиями.

**Андрогенез.** От греч. *andros* – *мужчина* и *genesis* – *происхождение, рождение*. Партеногенетическое развитие зародыша с отцовским набором хромосом из ядра спермия при дегенерации ядра яйцеклетки. Андрогенез связан с *псевдогамией*, т. е. инициируется опылением (см. **Мерогония, Партеногенез**). Синоним – *мужской партеногенез\**.

\*Раньше его также называли *этеогенезом* или *эфебогенезом* (от греч. *erhebos* – *юноша*, англ. *erhebic* – *взрослый*).

**Андрогены.** От греч. *andros (aner)* – *мужчина* и *genan* – *порождать*. Собираемый термин, обозначающий мужские половые стероидные гормоны, обеспечивающие развитие и активность половых органов, формирование мужских вторичных половых признаков (маскулинизацию,

вирилизацию) и особенностей телосложения. Кроме того, андрогенные гормоны являются самыми сильными когнитивными энхансерами (усилителями). К андрогенам относятся: *тестостерон*, *андростандиол*, *андростандион*, *андростендиол*, *андростерон* (обладает слабым андрогенным эффектом). Вырабатываются главным образом семенниками (яичками), а также корой надпочечников. В группу андрогенов входят также синтетические не вирилизующие андрогенные препараты, применяемые в клинике при надпочечно-обменном синдроме и для лечения остеопороза. Синонимы – *тестоиды*, *либидогормоны*\*.

Для андрогенового рецептора свойственен выраженный полиморфизм в человеческих популяциях. Показано, что существуют значительные различия в последовательности первого экзона гена, кодирующего рецептор, который может содержать от 8 до 35 CAG-повторов. При низком числе повторов рецептор более чувствителен к андрогенам (выше степень связывания гормон-рецепторного комплекса).

В соответствии с гипотезой *дихронной эволюции* В. А. Геодакяна (см. *Дихронизм*), андрогены, сужая *норму реакции* мужского организма, приближают его к внешней среде и ускоряют эволюцию человека (см. *Эстрогены*).

\*Андрогены также резко повышают либидо у женщин.

**Андрогиния\***. От греч. andros – *мужчина*, gune (gunaika) – *женщина* и -ia – *условия*. 1. Одновременное появление мужских и женских цветков на одном и том же растении (однодомность). 2. Появление мужских цветков на женских соцветиях. 3. Последовательное появление мужских и женских цветков на одном и том же соцветии. 4. Одновременное наличие у индивида (особи) мужских и женских телесных и психических половых признаков (см. *Гермафродитизм*).

\*В древнегреческой мифологии Хаос и Эфир породили некое мужеженское начало – Андрогина, послужившего началом всех вещей.

**Андродиэций**. От греч. andros – *мужчина*, di – *два* и oikia – *дом, жилище*. Вариант цветения, когда на одной особи развиваются только двудомные (гермафродитные), а на другой – только мужские цветки.

**Андромоноэций**. От греч. andros – *мужчина*, monos – *один* и oikia – *дом, жилище*. Вариант цветения, когда на одном растении (особи) развиваются как гермафродитные (обоеполюе), так и мужские цветки.

**Андростан**. От греч. andros (aner) – *мужчина* и stan – *несущая часть* (основа). Углеводород, предшественник синтеза стероидных гормонов-андрогенов.

**Андроцей**. От греч. andros – *мужчина* и oikia – *дом, жилище*. Мужская часть цветка. Совокупность тычинок (мужских половых органов) одного цветка. Различают андроцей *интзорзный* (от англ. introrse – *обращённый внутрь, к оси*) или *экстрорзный* (от англ. extrorse – *обращённый наружу*) в зависимости от того, куда направлены пыльцевые мешки (гнезда пыльника) – внутрь или наружу. При связи пыльников

с тычиночной нитью только в одной точке андроцей подвижен (см. **Стамина**).

**Андроцей синантерный.** От греч. andros – *мужчина* и oikia – *дом, жилище*, syn – *совместно* и antheros – *цветущий*, Андроцей, в котором пыльники сращены вместе. Тычиночные нити могут срастаться в один пучок (*моноадельфический* пучок пыльника), или большее число пучков – *диадельфический, полиадельфический* пучки пыльника.

**Аневризма.** От греч. aneurisma – *расширение* (aneurino – *расширяю*). Патологическое разрастание с расширением стенки кровеносного сосуда (внешне – утолщения на артерии). Для растянутых участков стенки сосуда характерен недостаток эластических волокон и коллагена, обусловленный полиморфизмом ряда генов\*. В наибольшей степени угрожают жизни аневризмы самого крупного сосуда – аорты (восходящей дуги и нисходящей части дуги грудного и брюшного отделов). Образно, аневризмы аорты называют “бесшумными охотниками”, так как их развитие не сопровождается явными симптомами вплоть до критического предела, когда происходит разрыв стенки сосуда, или расслоение стенки с затеканием крови между слоями. Наиболее часто аневризмы развиваются у пациентов, страдающих синдромом Марфана, у которых имеется дефект гена, ответственного за синтез *фибриллина*, а также у людей, поднимающих тяжести (особенно интенсивно занимающихся *вейтлифтингом*).

\*Причиной заболевания также может быть нарушение баланса между металлопротеиназами, разрушающими старые белки, и их ингибиторами, подавляющими активность этих протеиназ в кровеносной стенке. Дисбаланс может приводить к повышению распада *эластина* и *фибриллина*, ответственных за эластичность и прочность сосудистой стенки.

**Анемия.** От греч. частицы отрицания *an* и haima – *кровь*. Слово буквально означает “бескровие” (т. е. термин неправильный!). В клинической медицине словом *анемия* обозначают снижение способности крови связывать и переносить кислород в результате снижения общего количества гемоглобина. При анемии снижается количество эритроцитов или содержание в них гемоглобина, или и то, и другое вместе. Однако термин *анемия* не указывает на причины дефицита гемоглобина, которые могут быть очень разнообразными. Противоположное анемии состояние – *плетора*\* (см. **Плетора**). Определённый вид анемии представляет серповидно-клеточная анемия\*\*, вызванная “точковой” мутацией, в результате которой остаток заряженной глютаминовой кислоты в положении 6 β-цепи гемоглобина заменён на нейтральный валин. В результате лица, гомозиготные по мутантному аллелю, кодирующему синтез аномального S-β-гемоглобина, страдают тяжёлой формой гемолитической анемии. Такой гемоглобин S в дезоксиформе (при низком парциальном давлении кислорода) “склонен” к агрегации (полимеризации и уменьшению растворимости

с образованием кристаллоподобных скоплений гемоглобина – “игл” гемоглобина), что приводит к деформации эритроцитов, изменению их формы и снижению эффективности транспорта кислорода. Кроме того, аномальные по форме клетки могут закупоривать мелкие сосуды, что приводит к гемостазу. *Анемия гипохромная микроцитарная* – железодефицитная анемия, приводящая к появлению мелких эритроцитов с пониженным содержанием гемоглобина. *Мегалобластическая анемия* – характеризуется наличием в ткани костного мозга и крови патологически увеличенных в размерах эритроцитов (*мегалоцитов*) и их незрелых предшественников (*мегалобластов*). Развитие этого вида анемии обусловлено дефицитом витаминов В<sub>12</sub> (цианокобаламина) и фолиевой кислоты, что тормозит пролиферацию клеток-предшественников, не препятствуя их росту. *Гемолитическая анемия* – патологическое состояние, при котором усиленное разрушение эритроцитов не компенсируется их образованием (см. **Апластическая анемия, Сфероцитоз, Эритробластоз**). Синоним – *малокровие*.

\*Следует отметить, что анемия предпочтительнее, чем плевора, поскольку последняя опаснее.

\*\*Серповидно-клеточная анемия впервые была описана в 1915 г. американским врачом Херриком в Чикаго, при исследовании крови студента из Вест-Индии, страдавшего анемией. В 1949 г. Лайнус Полинг с сотрудниками (Pauling L. et al., 1949) методом электрофореза показали, что гемоглобин, выделенный из крови больных серповидно-клеточной анемией, ведёт себя иначе, чем гемоглобин нормальных эритроцитов. К 1950 г. стало известно, что серповидно-клеточная анемия представляет собой наследственное заболевание, обусловленное модифицированным гемоглобином. Позднее Инграм (Ingram V.M., 1958), используя чувствительный метод пептидных карт (или, по-другому, метод “отпечатков пальцев”), установил различия между гемоглобином S и гемоглобином A. Интересно отметить, что в эритроцитах, поражённых S-клеточной анемией, не развиваются малярийные плазмодии (в буквальном смысле их убивают иглы гемоглобина). Это привело к тому, что серповидно-клеточная анемия распространена в тех районах, где свирепствует малярия (одна, менее опасная болезнь защищает от другой – смертельной) (см. **Малярия**).

**Анемофилия.** От греч. *anemos* – ветер и *philia* – склонность (*phileo* – люблю). Перекрёстное опыление при помощи ветра. Анемофилия характерна для злаковых (*Gramineae*), осоковых (*Cyperaceae*) и многих древесных растений (берёза, дуб, лещина). В результате приспособления к ветроопылению у таких растений околоцветник подвергся сильной редукции, а цветки лишены окраски и запаха. Кроме того, такие растения образуют очень много лёгкой пыльцы. Синоним – *анемогамия*.

**Анемохория.** От греч. *anemos* – ветер, *choreo* – продвигаюсь и *-ia* – условия. Способ распространения семян и плодов потоками воздуха (абиотический способ). Если семена крупные, то у них имеются

специальные адаптации – крылья, оперения, опушение (парашютики, волоски). Многие эпифиты и паразиты имеют очень мелкие семена. Например, у заразики масса семени всего 1 мкг (0,001 мг).

**Анергия.** От греч. частицы отрицания “*an*” и *energeia* – *деятельность*. Термин, означающий отсутствие иммунной реакции организма к какому-либо антигену (или в общем смысле – внешнему стимулу, фактору). Другими словами, *анергия* – это состояние “неотвечаемости” иммунокомпетентных клеток (В- и Т-лимфоцитов) на антиген. Напротив, усиление иммунной реакции называется *гиперэргией*, а её ослабление – *гипергией*.

**Анестезия.** От греч. частицы отрицания *an* и *aisthesis* – *ощущение*. Буквально, *отсутствие ощущения*. Обезболивание (анальгезия), хотя это состояние может включать в себя наркоз (сон) и *атараксию* (см. **Атараксия, Наркоз**). Современные методы анестезии основываются как на внутривенном введении, так и на вдыхании (ингаляции) обезболивающих препаратов. Первым эффективным обезболивающим веществом в истории медицинской практики был хлороформ, который начали применять в хирургии больше 150 лет назад. Установлено, что механизм действия различных анестетиков, начиная с хлороформа, связан с подавлением активности кальциевых ионных каналов, локализованных в плазматической мембране клеток и, прежде всего, в нейронах ЦНС. Интересно отметить, что брань увеличивает болевой порог (может поэтому в крайне эмоциональных состояниях даже воспитанные люди сквернословят?!).

**Анестетики.** От греч. частицы отрицания *an* и *aisthesis* – *ощущение*. Вещества, подавляющие болевую чувствительность, а также другие виды чувствительности. От первого в мировой медицинской практике анестезирующего вещества – хлороформа, который хирурги начали применять более 150 лет назад, до современных препаратов\*, все анестетики блокируют кальциевые ионные каналы – поровые белковые комплексы в мембранах клеток, что является одним из механизмов действия анестезии. Особенно много этих каналов в клетках головного мозга.

\*К сожалению, простота и повсеместность употребления мощных анестетиков в клинической практике маскирует опасность их побочного воздействия на организм (гибель хирургических больных от сердечной недостаточности вследствие, например, аноксии мозга).

**Анеуплоидия\***. От греч. частицы отрицания *an*, *eu* – *хороший* (настоящий), *plous* – *кратность*, *eidos* – *сходство* и *-ia* – *условия*. Изменённый кариотип клеток (неправильное число хромосом), в котором обнаруживаются недостающие или избыточные, по сравнению с диплоидным набором, хромосомы\*\*. К анеуплоидии относится и феномен так называемого “хромосомного хаоса”, характерный для некоторых типов раковых клеток (считается, что 90 % солидных опухолей содержат анеуплоидные клетки)\*\*\*. У млекопитающих

и человека анеуплоидия обычно приводит к серьёзным отклонениям в развитии плода, связанным с возникновением множественных врождённых пороков, вплоть до остановки развития и гибели плода. Анеуплоидия возникает в результате нерасхождения хромосом при гаметогенезе (и тогда кариотип изменён во всех клетках организма), или в митозе отдельных соматических клеток. Различают следующие виды анеуплоидии: 1. *Моносомия* ( $2n-1$ ), когда из пары хромосом остаётся только одна. 2. *Трисомия* ( $2n+1$ ), когда вместо пары хромосом кариотип содержит три гомолога. 3. *Нулисомия* ( $2n-2$ ), когда отсутствует пара хромосом. 4. *Полисомия* ( $2n+x$ ), когда вместо одной пары гомологов содержатся четыре и более хромосом. У человека чаще всего встречаются аномалии половых хромосом, приводящие к бесплодию и, значит, не наследующиеся (см. **Синдром Тёрнера**, **Синдром Клайнфельтера**, **Синдром трипло-Х**). Спонтанные аборт в 50–70 % случаев связаны с анеуплоидией и полиплоидией (см. **Синдром Дауна**, **Трисомия**, **Эуплоиды**). В настоящее время термин *анеуплоидия* применяют в широком смысле и под ней понимают также укорочение или удлинение хромосом, а также транслокации (перемещения) их крупных участков на другие хромосомы. Считается, что в каждой нормальной клетке есть гены, ответственные за правильное распределение при делении не только хромосом, но и содержимого материнской клетки (в первую очередь её ядра) по дочерним клеткам. При выключении одного из них чётко установленная хореография хромосом даёт сбой, приводящий к анеуплоидии. Свой вклад вносит и так называемая “ломкость” хромосом.

\*Феномен был обнаружен в 1914 г. немецким цитологом и эмбриологом Теодором Бовери (Boveri Th., 1862–1915).

\*\*У диких и культурных растений, а также у некоторых видов животных встречаются анеуплоидные ряды, что говорит об определённом значении анеуплоидии для видообразования. Отмечается, что 10 % клеток мозга человека и мыши, по-видимому, конституционально *анеуплоидны*, но при этом функционально нормальные. Подобная картина характерна и для гепатоцитов “взрослой” печени человека.

\*\*\*Aneuploidy and cancer. Nature, 2004, Nov. 18, v. 432(7015), p. 338–341.

**Анеуплоиды.** От греч. частицы отрицания *an*, *eu* – *хороший* (настоящий), *ploos* – *кратность* и *eidos* – *сходство*. Организмы с частично изменённым числом хромосом в кариотипе. У анеуплоидов нормальное число хромосом увеличивается или уменьшается менее, чем на целый их набор (другими словами, число отдельных хромосом может быть увеличенным или уменьшенным). Возникновение анеуплоидов связано с *нерасхождением* хроматид отдельных хромосом в митозе или отдельных гомологов (гомологичных хромосом) в мейозе при гаметогенезе.

**Анизогамия.** От греч. *anisos* – *неравный*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Вариант полового процесса, при котором происходит слияние неравных по размеру, морфологии и подвижности гамет (см. **Изогамия**).

Крайняя форма анизогамии – *оогамия* (овогамия), при которой женская гамета – яйцо неподвижна и сильно превосходит по размерам подвижную мужскую гамету, снабжённую жгутиком, – сперматозоид. Синоним – *гетерогамия*.

**Анизотропные диски (А-диски).** От греч. *anisos* – *неравный* и *tropos* – *направление*. Тёмные участки миофибрилл поперечнополосатой (произвольной, скелетной) мускулатуры и сердечной мускулатуры. С химической точки зрения представлены протофибриллами миозина.

**Анизоцитоз.** От греч. *anisos* – *неравный* и *kytos* – *клетка*. Состояние циркулирующей крови, при котором увеличено число, как макроцитов, так и микроцитов. При анизоцитозе наблюдается более пологая форма кривой Прайса-Джонса по сравнению с нормой (см. **Пойкилоцитоз**).

**Анимальный.** От лат. *animal\** – *животное* (живое существо) < *anima* – *душа*. 1. В общей биологии *анимальный* – относящийся к понятию “животное”. 2. В эмбриологии термин используется в сочетании *анимальный полюс* яйца (см. **Анимальный полюс**).

\*Лат. *aninanculus* – *зверушки*.

**Анимальный полюс.** Область яйцеклетки животных, содержащая свободную от желточной массы цитоплазму, из которой развивается зародыш (полюс, где развивается зародыш). К анимальному полюсу обычно смещены ядро и полярные тельца.

**Анкилоз.** От греч. *ankylosis* – *сращение* (*искривление\**). Тугоподвижность или неподвижность сустава (контрактура). Сопровождается образованием фиброзных спаек (рубцово-спаечный процесс), либо сращением сустава. Спайки при анкилозе бывают фиброзные, хрящевые или костные.

\*Греч. *ankylos* также означает: *кривой, согнутый, изогнутый*.

**Анкилозирующий спондилит.** От греч. *ankylosis* – *искривление* и *spondylitis* – *воспаление позвонков*, где греч. *spondylos* – *позвонок*. Воспаление и деформация позвоночника, ассоциированная с маркёром (антигеном) B27 системы HLA (см. **Антигены лейкоцита человека**), который в 100 раз повышает вероятность развития заболевания у носителя антигена. Отсюда, антиген B27 – маркёр анкилозирующего спондилита (хотя и не абсолютный). Синонимы – *болезнь Бехтерева, артрит позвоночника*.

**Анкилостомиды.** От греч. *ankylos* – *кривой, согнутый*, *stoma* – *рот* и *eidos* – *сходство, вид*. Семейство круглых паразитических червей (нематод) отряда стронгилид. В сдвинутой на дорзальную сторону ротовой полости располагаются кутикулярные зубы, позволяющие паразиту прикрепляться к тканям хозяина (при паразитировании в кишечнике – к слизистой оболочке кишечника). У человека паразитируют *анкилостома* (*свайник* двенадцатиперстной кишки), а в почках и брюшной полости ярко-красный *свайник-великан* (самки достигают в длину 1 м). Синоним – *анкилостоматиды*.

Интересно отметить, что заражение анкилостомами подавляет развитие иммунологической реактивности в слизистой оболочке кишечника (см. **Целиакия**).

**Анкирин.** От нем. Anker (англ. anchor) < лат. ancora – *якорь*. Белок плазматической мембраны, через который цитоскелетные фибриллярные белки спектрины связываются с мембраной (см. **Спектрины**). Анкирин имеет пальмитоильную ковалентно связанную с ним боковую цепочку (якорь), которая и удерживает анкирин в липидной мембране.

**Анксиолитики.** От лат. anxius – *боязливый, беспокоящийся* и греч. lysis – *разложение, растворение*. Транквилизаторы, снимающие чувство беспокойства, тревоги и амока.

**Аннексины.** От лат. annexus (annecto) – *связывание, соединение, сцепление* (англ. annexa – *придатки*). Кальций связывающие белки, принимающие участие в клеточной адгезии. В процессе апоптоза клеток один из аннексинов, а именно аннексин I связывается с экстернализированными\* фосфолипидами, в частности, с фосфатидилсерином, а позднее, с самим аннексином через интегрины связываются фагоцитирующие клетки, поглощающие погибающие апоптотические клетки. Другими словами, узнавание погибающей клетки фагоцитами осуществляется через аннексин и другие белки, такие как MEG-E8.

\*От лат. externus – *внешний, посторонний* < exter – *вне*.

**Аннелиды.** От лат. annellus (anellus) – *колечко* и греч. eidos – *сходство, вид*. Черви-кольцецы (олигохеты и полихеты). У кольчатых червей впервые возникает кровеносная система замкнутого типа. Её возникновение связывают с появлением вторичной полости тела – *целома* (см. **Целом**).

**Аннотирование генома.** От лат. annotatio – *пометка, примечание* < notare – *замечать*. Термин относится к области биоинформатики и означает *описание генома*, заключающееся в извлечении из секвенированных последовательностей биологической информации и, в первую очередь, установление генов и их регуляторных элементов, как функциональных элементов генома. Другими словами, аннотация – это идентификация границ генов и установление их функциональной принадлежности, а также других мотивов в секвенированных последовательностях. Аннотирование геномов проводится с помощью специальных компьютерных технологий, использующих статистические модели, в которых проводятся параллели между последовательностями ДНК и человеческим языком. По современным оценкам в геноме человека всего около 30 тысяч структурных генов, т. е. генов, кодирующих белки. Первым очень важным для медицины результатом реализации проекта “Геном человека” явилось аннотирование большого числа генов и создание *транскрипционной карты*. В дальнейшем, согласно логике развития геномных технологий, позволивших начать работу с отдельными

генами, через расшифровку\* генома мы получаем доступ ко всем генам человека (см. **Ассемблер**).

Обнаружено, что в геноме человека присутствуют до 4 % генов, общих с генами неандертальцев, что свидетельствует в пользу гипотезы о скрещивании представителей этих двух видов. Результаты, ранее проведенного анализа полиморфизма генов, кодирующих рецепторы чувствительности к тиокарбамату у человека и неандертальца, отвергали такую возможность.

\*Абсолютно нелепое слово, поскольку никаких шифров в структуре генома нет, а есть наше непонимание как всё устроено и как функционирует!

**Анозогнозия.** От греч. an – частица отрицания “не”, nosos – *болезнь* и gnosis – *знание*. Отсутствие осознания болезни у пациентов с поражениями правой теменной доли головного мозга.

**Аноикис.** От греч. anoikis – *беспризорность*. Гибель клетки через апоптоз в результате открепления её от субстрата (см. **Апоптоз**).

**Аноксия.** От греч. частицы отрицания an и oxigenium – *кислород*. Отсутствие в органе, ткани, организме кислорода. Например, аноксия сердечной мышцы приводит к резкому снижению содержания макроэргических фосфатов – АТФ (АТР) и креатинфосфата, что вызывает не только функциональные, но и структурные повреждения сердца. Установлено, что предельное время аноксии для миокарда при нормальной температуре, после которого невозможно восстановить его деятельность, составляет 30 мин. Поэтому реанимационные мероприятия проводятся только до этого срока. Для головного мозга предельный срок аноксии 8 мин. Интересно отметить, что повреждения, развивающиеся в результате кратковременной аноксии, происходят не при самой аноксии, а при последующей реоксигенации (см. **Реоксигенация**).

“Случай приходит на помощь тому, кто его ищет”.

Луи Пастер

**Анорексия (anorexia).** От греч. частицы отрицания an и orexis – *аппетит*. 1. Патологическое отсутствие аппетита (психическое отклонение), основанное, как правило, на самовнушении вреда, получаемого от принимаемой пищи. Чаще страдают девушки, стремящиеся сохранить грацильную (от лат. gratia – *красота, изящество*) фигуру. *Анорексия* – это состояние, противоположное безудержному обжорству – *булимии* (см. **Адипокины, Булимия, Грелин, Лептин**). При анорексии часто возникают голодные обмороки и развиваются нейродегенеративные изменения головного мозга вследствие лишения его питательных веществ (так называемая, *глюкозная депривация*) (см. **Депривация**). 2. Этим термином в сексологии также обозначают отсутствие интереса к половой жизни.

**Аносмия.** От греч. частицы отрицания *an* и *osme* – *запах*. Отсутствие способности воспринимать, улавливать запахи. Так 47 % людей не ощущают запах андростерона, 12 % – запах мускуса\* (который используется для производства духов и лекарственных средств), 36 % – солода. Самые зловонные запахи присущи веществам *меркаптанам*, особенно *метилмеркаптану* и *селеномеркаптану*. Из запахов животных таким свойством обладает запах секрета специальных желёз скунса. Некоторые животные, например, лемуры, как самые драчливые из низших обезьян, используют запахи не только для защиты, но и нападения. Раздражающий запах лука или чеснока, появляющийся при их резке, возникает из-за активности специальных ферментов, содержащихся в слизистой полости носа, и превращающих серусодержащую аминокислоту *цистеин* в пахучие летучие дисульфиды. Поэтому избавиться от этого запаха нельзя.

\*Мускус – выделения пахучих желёз самца кабарги, а также выделения мускусного быка\*\*, содержащие мускон; *мускус* с санскрита означает *яички*.

\*\*На самом деле не быка, а барана.

**Антабус\*.** Противоалкогольный препарат, ингибитор *алкогольдегидрогеназы*. Антабус, блокируя фермент, приводит к накоплению в крови образовавшегося из этилового спирта *ацетальдегида* и появлению комплекса тяжёлых отрицательных вегетативных реакций (тошноту и сильное общее недомогание), что препятствует повторному принятию алкоголя. Подобным действием обладает и препарат *дисульфирам*. Синоним – *тетурама*.

В Филадельфии (Университет Томаса Джефферсона) предпринята успешная попытка генно-инженерного внедрения (геннотерапевтический метод) в организм специально выведенных линейных крыс, обладающих склонностью к алкоголизму, гена, обуславливающего выработку *альдегиддегидрогеназы* с низкой активностью.

\*Наш, вечно ёрничающий, пьющий контингент вытрезвителей называет препарат “автобусом”.

**Антагонизм.** От греч. *antagonisma* – *борьба, противоречие, состязание*. Непримириемое противоречие. Понятие можно использовать и для описания действия веществ-эффекторов на рецепторы.

**Антагонистические антитела.** Противолечкарственные антитела (ADA)\*, образующиеся в ответ на введение в больной организм с терапевтическими целями препаратов, имеющих биологическую природу (терапевтических белков, таких как, например, фактор свёртывания крови VIII), и разрушающих эти препараты\*\*. Ключевыми агентами нежелательной системы иммунной защиты организма служат дендритные клетки, реагирующие на лекарственные белковые препараты как на чужеродные агенты или патогены. В настоящее время разрабатываются различные подходы увеличения толерантности

иммунной системы к биопрепаратам, включая использование иммуносупрессанта *рапамицина* (см. **Дендритные клетки, Рапамицин**).

\*От англ. *antidrug antibodies*.

\*\*К 2017 г. доля белковых препаратов на фармацевтическом рынке выросла до 20 %.

**Антагонисты.** От фр. *antagoniste* < греч. *antagonistes* – *противник, соперник*. Молекулы-лиганды, селективно связывающиеся со специфическими рецепторами, но не вызывающие биологический эффект\*. Другими словами, химические соединения, блокирующие действие физиологически активных веществ, например, эндогенных гормонов (используются в клинической практике для лечения гормонозависимых опухолей)\*\*. Вторым примером могут быть *кальциевые антагонисты*, такие как бензотиазепины, дигидропиридины и фенилалкиламины, используемые для лечения гипертонии. Взаимодействуя с кальциевыми каналами (инактивируя их), они снижают уровень  $Ca^{+}$  в гладких мышцах артерий, приводя к снижению их тонуса и увеличению просвета.

\*Отсутствие биологического эффекта – это не совсем точное определение. Так, в ЦНС антагонисты уменьшают действие того или иного нейромедиатора, конкурируя за их рецепторы. Механизм конкуренции часто используется в терапевтических целях, например, препарат *наллоксон*, применяют для лечения отравления опиатами.

\*\*В частности, препарат *финастерид* используют для лечения аденомы простаты.

**Антеннальный.** От лат. *antenna* (*antenna*) – *рея* (рей), *райна*. Принадлежащий антеннам, или находящийся вблизи антенн. Например, антеннальные выделительные железы у ракообразных, выводные каналы которых открываются вблизи антенн. Из-за характерного зеленоватого цвета их называют также “зелёные железы”.

**Антеннулы.** От лат. *antennula* – *маленькая рея* < *antenna* – *рея, райна*. Первая пара членистых придатков головы у ракообразных, служащих органами чувств (осязания и хеморецепции). У высших ракообразных антеннулы имеют ветвистую форму (делятся на 2–3 ветви). У веслоногих раков антеннулы приспособлены для плавания, а у усконогих – для прикрепления к субстрату.

**Антенны (зоолог.).** От лат. *antenna* – *рея* (рей), *райна*\*. Вторая пара членистых подвижных придатков головы у членистоногих (исключая паукообразных) (первая пара – антеннулы). У большинства ракообразных и насекомых служат органами чувств (несут множество *сенсилл* разного назначения) (см. **Сенсиллы**). Могут служить приспособлениями для захвата добычи, удержания самки при спаривании (у самцов веслоногих), сорбции пузырьков воздуха (у жуков-водолюбов) или органами движения (у ветвистоусых). Синоним – *сяжки*.

\*Морской термин, означающий поперечную балку на мачте, к которой крепится прямой парус.

**Антепедис.** От лат. antepedis (antepes) – *передняя нога* (где ante – *перед, впереди*, в смысле пространства) и pedis (pes) – *нога, ступня, копыто*. Передняя нога.

**Антеридии.** От греч. antheros – *цветущий* и eidos – *сходство, вид*. Мужские органы полового размножения (гаметангии) у аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений. В антеридиях образуется большое количество мужских подвижных гамет – *сперматозоидов* (неподвижные гаметы у голосеменных растений называются *спермиями*). При слиянии антеридиев с оогониями происходит оплодотворение (см. **Антерозоиды, Гаметангии**).

**Антеридиол.** От греч. антеридий (antheros – *цветущий*) и лат. oleum – *масло*. Гормональный стероид, образующийся у некоторых оомицетов, например, *Achilia bisexualis*, стимулирующий развитие на соседних гифах *антеридиев*. Секретируется женскими гаметами (см. **Гамоны**).

**Антерозоиды.** От греч. antheros – *цветущий*, zoon – *животное* и eidos – *сходство, вид*. Подвижные мужские половые клетки (условно, сперматозоиды) у некоторых растений (водорослей, мхов, плаунов и хвощей), а также у некоторых оомицетов. Антерозоиды снабжены жгутиком и способны к хемотаксису, в результате чего активно перемещается в поисках яйцеклетки (см. **Спермации**). Синоним – *сперматозоиды*.

**Антиангиальные средства.** От греч. anti – *против* и angina (pectoris) – *“грудная жаба”, стенокардия*. Вещества, снимающие приступы стенокардии, например, нитроглицерин (при распаде продуцирует газ NO (монооксид азота)\*, обладающий вазодилляторными свойствами) (см. **Вазодиллятор, Виагра**).

В России создан электрохимический генератор оксида азота для ингаляционной NO-терапии; используется при многих заболеваниях системы кровообращения.

\*Очень неустойчивый газ, быстро окисляется, превращаясь в бесполезный и даже ядовитый диоксид азота (NO<sub>2</sub>). Монооксид азота, выделяемый эпителиальными клетками верхних дыхательных путей, обладает также способностью убивать бактерии, попавшие на слизистую оболочку носа.

**Антибиотики\*.** От греч. anti – *против* и bios – *жизнь*. Вторичные метаболиты микроорганизмов, способные в низких концентрациях подавлять жизненно необходимые процессы у других микроорганизмов и, тем самым, затормаживать их развитие и размножение. Через антибиотики реализуются *антагонистические* взаимоотношения в мире микроорганизмов, на что обратили внимание англичанин Уильям Робертс и четыре года позднее (в 1877 г.) Луи Пастер (1822–1895). Справедливости ради следует сказать, что и у них были предшественники. В клинических целях обычно используют химические производные природных антибиотиков. К настоящему времени известно больше 7000 различных антибиотиков. Антибиотики редко убивают напрямую\*\*. Обычно гибель

бактерий под действием антибиотиков происходит в результате возникающего окислительного стресса, приводящего к образованию свободных радикалов, которые повреждают белки, ДНК и мембранные липиды. Другими словами, антибиотики – оружие химической войны между различными видами микроорганизмов, использующееся ими для подавления какого-либо метаболического процесса в клетках-мишенях. Большинство известных природных\*\*\* антибиотиков продуцируются микроорганизмами из рода актиномицетов (стрептомицетов, *Streptomyces sp.*), а также определёнными видами других бактерий (например, миксобактерий) и грибов. По механизму действия антибиотики подразделяются на: 1. Ингибиторы биосинтеза белка, воздействующие на бактериальные рибосомы, такие как *тетрациклины*, *пурамицин*, *аминогликозиды* (например, *стрептомицин*), *эритромицин* и *хлорамфиникол*. (Следует отметить, что антибиотики, подавляющие механизмы бактериальной трансляции, имеют наиболее выраженные побочные эффекты, поскольку также подавляют и трансляцию в митохондриях эукариотических клеток.) 2. Ингибиторы синтеза клеточных стенок у грамотрицательных бактерий – лактамные антибиотики (*пенициллины* и *цефалоспорины*). 3. Антибиотики, блокирующие посттрансляционное созревание белков и их транспорт внутри клетки, например, такие как *туникамицин* и *брефелдин А* (см. **Туникамицин**). 4. Транспортные антибиотики – ингибиторы или имитаторы систем бактериального транспорта. Последние, встраиваясь в клеточную мембрану, приводят к потере бактериальной клеткой ионов. 5. Интеркаляторы, например, *дауномицин*. Следует подчеркнуть, что антибиотики, применяемые в клинических целях, при активных физиологических концентрациях не являются ядами для человека и животных. К сожалению, широкомасштабное, бездумное и неконтролируемое применение антибиотиков привело к появлению у патогенных микроорганизмов множественной устойчивости (резистентности) и эра антибиотиков, похоже, заканчивается! В результате сложившейся очень опасной ситуации человечество, исчерпав возможности создания новых по механизму действия антибиотиков, может оказаться перед непобедимым врагом (см. **Бактериостатики, Бактериоциды, Идиолиты, Бактериальные биоплёнки**). Виды, продуценты антибиотиков, обладают различными механизмами защиты, предохраняющими их от самоуничтожения, такими как ферментативная деградация антибиотика, модификация *мишени* антибиотика в собственных клетках, активное удаление антибиотика из клеток и ограничение его проницаемости в клетки. У бактерий, чувствительных к антибиотикам, обнаружен фундаментальный механизм защиты с помощью образования сероводорода\*\*\*\* ( $H_2S$ ), который, являясь сильнейшим восстановителем, гасит действие свободных радикалов. Бактерии, в которых нарушен механизм образования  $H_2S$ , становятся на порядок более чувствительными к действию антибиотиков. Показано,

что у некоторых видов бактерий защитным фактором служит также оксид азота (NO).

По-видимому, “золотой век” антибиотиков закончился. За истекшие 30 лет в клиническую практику были внедрены только 3! новых препарата, тогда как в предыдущие десятилетия их буквально “штамповали” сотнями. Последний совершенно новый антибиотик был зарегистрирован в 2003 г. (см. **Плевромутилин**).

В связи с масштабным распространением инфекций, устойчивых к известным антибиотикам, в Шотландии в 2012 г был принят проект под названием “Глубоководные антибиотики”. Цель проекта найти неизвестные антибиотические вещества, производимые немногочисленными микроорганизмами (бактериями и грибами), обитающими в океанических глубоководных жёлобах, т. е. живущие в крайне экстремальных условиях, где эти вещества могут обеспечивать им селективные преимущества. Некоторые надежды в борьбе против резистентности инфекционных агентов возлагаются на антибиотики, ориентированные антителами, что было продемонстрировано в успешных экспериментах на мышах в 2015 г. калифорнийскими исследователями из биотехнологической компании Genentech, которые связали антитела против устойчивой формы *Staphylococcus aureus* с производным антибиотика рифампицина (см. **Стафилококки**). У ос-пчелоедов (“пчелиных волков”) вида *Philanthus basilaris*, живущих в земле, на усиках-антеннах были обнаружены сообщества бактерий рода *Streptomyces*, продуцирующих коктейль из 40 антибиотических веществ (представленных в основном модификациями двух соединений – *стрептохлорина* и *пиерицидина*), подавляющих развитие грибковых инфекций у личинок. И этот коктейль существует неизменным уже в течение 68 млн. лет (с конца Мелового периода), сохраняя свою эффективность!

\*Изначально термином “антибиотики” обозначались любые микробные продукты, которые в низкой концентрации могут ингибировать рост или убивать другие микроорганизмы. Первым в истории человечества антибиотиком, применяемым в медицинских целях, стал *пенициллин*. Он был выделен в 1929 г. из грибка, относящегося к группе зелёной плесени, английским микробиологом Александром Флемингом (Alexander Fleming, 1881–1955), получившим в 1945 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине (см. **Лизоцим**). Премия была присуждена также английскому патологу Хоуарду Уолтеру Флори (1898–1968), впервые успешно применившему пенициллин в клинической практике, и немцу, жившему с 1933 г. в Великобритании, Эрнсту Борису Чейну (1906–1979), установившему химическое строение пенициллина. Следует отметить, что древние популяции людей могли обладать эмпирическими знаниями для получения продуктов, содержащих антибиотики, и использовать их как лекарственные средства. Биоархеологи обнаружили в костях древних нубийцев тетрациклин, продуцируемый почвенными

бактериями из рода *стрептомицетов*. Предполагают, что антибиотик содержался в пиве, производимом целенаправленно с помощью специальной ферментации.

\*\*Правильнее считать, что антибиотики подавляют развитие микроорганизмов, поскольку на фоне действия антибиотиков чаще возникают различные формы скрытых (замаскированных) инфекций.

\*\*\*Существуют и синтетические антибиотики, такие, как, например, *сульфаниламиды*, а также антибиотики из группы *фторхинолонов* – ингибиторы ДНК-гиразы (см. **Гиразы (ДНК-гиразы)**).

\*\*\*\*Всегда считалось что сероводород – это побочный продукт жизнедеятельности бактерий.

**Антибиотики пептидные комплексные.** Антимикробные субстанции, состоящие из множества пептидов (природные пептидные комплексы), продуцируемые клетками иммунной системы личинок мух в ответ на микробное заражение, обладающие прямой антибактериальной активностью и способные разрушать бактериальные биоплёнки (см. **Бактериальные биоплёнки**). Обеспечивают гуморальную иммунную защиту личинок мух, обитающих, отнюдь, не в самых стерильных условиях. В настоящее время делаются попытки создания подобных терапевтических антимикробных комплексов, пока только для использования в ветеринарной практике.

**Антибиотики-ионофоры.** От греч. *ion* – *движущийся, идущий* и *phore* – *переносить*. Малые органические молекулы, свойственные некоторым микроорганизмам и участвующие в транспорте (челночном переносе) определённых ионов через мембраны (действуют подобно ионным каналам). Другими словами, соединения, нарушающие ионные градиенты на мембранах и, следовательно, являющиеся клеточными ядами (подавляют энергозапасяющие реакции и вторичный транспорт в микробных клетках). Их встраивание в цитоплазматическую мембрану приводит к потере бактериальной клеткой ионов и последующей её гибели. В эту группу входят *макротетралидные* антибиотики, повышающие проницаемость мембран для калия. К ионофорным антибиотикам относится, например, *валиномицин* (см. **Валиномицин**). В другую группу входят микробные соединения, переносящие железо, или специфически связывающие медь и цинк (см. **Сидерофоры**). Хорошо изученный полипептид *граммицидин*, образующий каналы, также является ионофорным антибиотиком (см. **Ионофоры**). Синоним – *транспортные антибиотики*.

**Антигемофильный глобулин (АГГ).** От греч. *anti* – *против*, *haima* – *кровь* и *philia* – *склонность*.  $\beta_2$ -Глобулин, образует комплекс с фактором Виллебрандта, активируется тромбином и  $\text{Ca}^{2+}$ . Служит кофактором в превращении фактора X (фактора Стюарта-Прауэра) в активированный фактор X (Ха). Дефицит АГГ приводит к возникновению классической *гемофилии А\** (синдрому Виллебрандта), наследующейся по рецессивному типу и сцеплённой с X-хромосомой. Синоним – фактор VIII.

\*Гемофилия, которой страдал цесаревич Алексей Романов (см. **Гемофилия**).

**Антигенная детерминанта.** От греч. *anti* – *против*, *genan* – *порождать* и лат. *determino* – *определять* (*determinantis* – *определяющий*). Структурная особенность в макромолекуле (антигене), которую узнаёт активный центр антитела. Другими словами, участок антигена, распознаваемый антителами. Определяет специфичность взаимодействия антитела с антигеном.

**Антигенпредставляющие клетки (АПК).** “Сторожевые клетки” иммунной системы, способные захватывать чужеродные антигены (белки) и микроорганизмы, расщеплять их на фрагменты (процессировать) и *соединять* с соответствующими по конформации участками белков системы НЛА, создавая антигенные комплексы. Затем антигенпредставляющие клетки перемещаются в региональные лимфатические узлы и экспонируют эти комплексы на своей плазматической мембране, предоставляя их для взаимодействия с незрелыми клетками Т-хелперами. Последние, активируясь, выделяют различные интерлейкины (цитокины), привлекающие и стимулирующие другие иммунокомпетентные клетки (Т- и В-лимфоциты). К АПК относятся макрофаги, дендритные (отростчатые) эпителиальные клетки вилочковой железы, дендритные клетки лимфатических узлов, селезёнки и других тканей и органов, включая белые отростчатые эпидермоциты (клетки Лангерганса) в эпидермисе, М-клетки лимфатических фолликулов пищеварительного тракта\*, а также других слизистых оболочек (см. **Мукозальная система**). Синоним – *антигенпрезентирующие клетки*.

\*Антигенпредставляющие клетки, например, располагаются под энтероцитами тонкого отдела кишечника.

**Антигенсвязывающий центр.** Сложная по форме, соответствующая компонентам антигена поверхность антител, формирующаяся как трёхмерная пространственная структура переменных областей (VDJ и VJ) H- и L-цепей молекул иммуноглобулинов.

**Антиген-Т.** Антиген (белок)\* некоторых опухолевых вирусов (таких как SV40\*\* или вирус полиомы), который обнаруживается в ядрах трансформированных этими вирусами клеток. Отвечает за их опухолевую трансформацию. Синоним – *большой Т-антиген*.

\*Первым исследовал этот белок американский учёный П. Берг, пересадивший часть генома вируса SV40 в “хромосому” бактерии *Escherichia coli*, что вызвало широкую дискуссию среди учёных, закончившуюся мораторием на эксперименты по генной инженерии, несущие потенциальную опасность для человека.

\*\*Аббревиатура от англ. *simian virus* – *обезьяний вирус* (выделен у макаки-резус).

**Антиген австралийский\*.** Такое название получил антиген (HBsAg), ассоциированный с вирусом сывороточного гепатита (гепатита В), обнаруженный в 1964 г. американским генетиком Барухом Бламбергом

(Blumberg)\*\* в процессе генетических исследований белков крови человека. Идентифицируется при помощи серологических методик (тестов) определения белков крови человека. Австралийский антиген сыграл большую роль в вирусологических исследованиях гепатита; его также определяют при лабораторном анализе образцов донорской крови.

\*Антиген первоначально был обнаружен у австралийских аборигенов, отсюда и возникло его название.

\*\*Нобелевская премия, 1976 г. совместно с американским врачом и вирусологом, основоположником учения о медленных вирусных инфекциях, Даниелем Карлтоном Гайдусеком (Gajdusek).

**Антигены.** От англ. понятия *antibody generator* (лат. *generare* < греч. *γεναν* – *порождать*) – “породитель” антител. Любые крупные полимерные органические молекулы, обычно чужеродные белки (например, поверхностные белки вирусов) и углеводы, которые при попадании в организм способны вызывать образование специфичных (нейтрализующих) антител\*. Часто антигенами являются потенциально болезнетворные вещества, такие как патогенные белки бактерий и вирусов. Понятие “антигены” несёт и другую смысловую нагрузку, согласно которой антигены могут рассматриваться как поверхностные структуры, играющие роль биологических маркёров (например, CD-антигены лимфоцитов, или антигены групповой специфичности эритроцитов). Главные бактериологические особенности любого антигена – это его *специфичность* и *иммуногенность*. Антигены состоят из неспецифической крупной *молекулы-носителя* (белка, полисахарида, липида с М.м. более 10000 Da) и структурных компонентов – *детерминант* (их может быть несколько), локализованных на её поверхности и определяющих серологическую специфичность антигена (см. **Антигенная детерминанта**). В норме иммунная система организма не реагирует образованием антител на собственные антигены. Для формирования иммунного ответа антиген первоначально должен быть *представлен* незрелым Т-лимфоцитам. В представлении участвуют антигенпрезентирующие клетки, такие как *макрофаги* и *дендритные клетки* (в этом процессе могут участвовать также клетки эндотелия сосудов), фагоцитирующие антигены (бактерии, вирусы и т. д.). Если антиген проникает в организм через кожу или слизистые оболочки, его “заносит” в лимфатические узлы, а если в кровь, то он обычно попадает в селезёнку (см. **Антигенпредставляющие клетки (АПК), Дендритные клетки, Макрофаги**).

\*Другими словами, антигены – это любые вещества, вызывающие образование антител, и поэтому антитела играют роль антигеновых рецепторов, т. е. молекул, связывающих антигены.

**Антигены лейкоцитов человека (система HLA – *human leukocyte antigens*).** Набор высоковариабельных белков на поверхности клеток, опосредующих процесс отторжения чужеродных тканей

при трансплантации. Кодируются группой высокополиморфных генов, называемых *главным комплексом гистосовместимости* (МНС – *major histocompatibility complex*) (см. **Антигены трансплантационные, Главный комплекс гистосовместимости**).

**Антигены опухолевые.** Антигены, не свойственные данному организму, и экспрессирующиеся на поверхности трансформированных клеток. Их возникновение может быть обусловлено влиянием химических канцерогенов, онкогенных вирусов и трансформирующих мутаций. В эту же группу включают эмбриональные антигены, не свойственные в норме взрослым тканям (см. **Карциноэмбриональные (карциномэмбриональные) антигены (КЭА)**).

**Антигены тканевой совместимости.** Антигены, участвующие в создании трансплантационного иммунитета (см. **Антигены трансплантационные**).

**Антигены трансплантационные.** Антигены, контролируемые главным комплексом гистосовместимости. Другими словами, идентификационные антигены, участвующие в создании трансплантационного иммунитета\*. Представляют собой белки, кодируемые генами класса I главного комплекса (или *локуса*) гистосовместимости (МНС – *major histocompatibility complex*) и присутствующие на поверхности большинства клеток тела у млекопитающих. Участвуют во взаимодействии лимфоцитов между собой. Индивидуумы с одинаковой комбинацией МНС-антигенов встречаются чрезвычайно редко (исключение составляют только однояйцевые близнецы). МНС-антигены также играют роль антигенпрезентирующих структур. Они способны связывать чужеродные антигены, например, вирусные белки и представлять образованный комплекс (МНС/вирусный пептид) Т-лимфоцитам-киллерам, уничтожающим заражённые клетки. Синонимы – *антигены тканевой совместимости, антигены гистосовместимости*.

\*Любые чужеродные антигены тканевой совместимости, введённые в организм, вызывают ответную реакцию организма, обусловленную клеточным иммунитетом.

**Антидот\***. От греч. *antidoton* – *даваемое против*. Противоядие. Антидоты – специфические средства (лекарства), применяемые для борьбы с отравлениями\*\*. Они должны включать: а) вещества, инактивирующие яды путём прямого химического (физико-химического) взаимодействия с ними в организме; б) вещества, устраняющие последствия воздействия ядов на биологические структуры (токсические эффекты).

\*Одно из произведений выдающегося древнеримского врача Клавдия Галена (*Galenus*) из Пергама (129–199 гг. н. э.) называлось “Антидоты”. Гален сначала был врачом у гладиаторов, а затем у императоров (см. **Галеники**).

\*\*Издrevле в течение многих веков в разных странах применялось универсальное противоядие под названием “терьяк”, которое

в действительности обладало только анестезирующим и седативным действием.

**Антиинсулятор.** От греч. *anti* – *против* и англ. *insulate* – *изолировать, отделять от окружения*. Последовательность в геноме, позволяющая энхансеру преодолевать действие инсулятора (см. **Инсуляторы**).

**Антикоагулянты.** От греч. *anti* – *против* и лат. *coagulatio* – *слипание*. Вещества, препятствующие процессу свёртывания крови, такие как *гепарин*, производные *кумарина*, *гирудин* (см. соответствующие статьи). Противосвёртывающим действием обладают некоторые змеиные яды (подавляют образование фибрина). Слюна кровососущих насекомых также обладает антикоагулянтной активностью. Например, слюнные железы слепня (*Tabanus*) содержат антитромбиновое вещество *табанин*.

**Антикодон.** От греч. *anti* – *против* и кодон. Триплет нуклеотидов, занимающий определённое постоянное место в структуре молекулы тРНК и комплементарно взаимодействующий с кодоном (или кодонами) в мРНК в процессе биосинтеза белка на рибосомах (см. **Кодон**).

\**Антикодон* – понятие, возникшее благодаря идеи Ф. Крика об адаптивной молекуле РНК – адаптерной, или транспортной РНК (тРНК).

**Антимицин.** От греч. *anti* – *против* и *mykes* – *гриб, грибок*. Смесь нескольких соединений, продуцируемых некоторыми видами актиномицетов и обладающих антибиотическим действием против грибов (подавляет процесс дыхания). Применяется в растениеводстве против вредителей сельскохозяйственных растений.

**Анти-миР.** От греч. *anti* – *против* и сокращение от *микро-РНК*. Условное название интерферирующих микро-РНК, предназначенных для избирательной инактивации (ингибирования) как самих микро-РНК, так и других некодирующих РНК.

**Анти-МРФ.** Сложный белковый комплекс протеолитических ферментов, зависящих от убиквитина, обеспечивающий разрушение в яйцеклетке циклинов, инициацию анафазы и завершение второго деления мейоза. Другое название Анти-МРФ – APC (*anaphase promoting complex – комплекс, продвигающий анафазу*), или *циклосома*. Активация APC осуществляется регуляторными белками Cdc20 и Cdh1. Их фосфорилирование циклин-зависимыми киназами, входящими в комплекс МРФ, инактивирует APC (см. **Убиквитин**).

**Антиоксиданты (АО).** От греч. *anti* – *против* и фр. *oxyde* – *окисленный* < греч. *oxis* – *кислый*. Вещества, подавляющие токсичное воздействие на организм акцепторов электронов (окислителей). Другими словами, вещества, обладающие свойствами окислительных антидотов, предупреждающих или замедляющих окисление. С помощью антиоксидантов клетки поддерживают низкий уровень токсичных (?) (см. **АФК**) для них *оксидантов* (реакционноспособных свободных радикалов, отнимающих электроны от функциональных молекул), которые

не только разрушают клеточные мембраны и белки, но и могут вызывать повреждения в ДНК (в том числе мутации, приводящие к опухолевой трансформации клеток). К антиоксидантам относятся некоторые природные вещества такие как витамины Е, А и С, антоцианы, полифенолы, а также некоторые фармакологические препараты, препятствующие разрушительному действию окислителей. В клинической практике используется известный антиоксидант *пробукол*, линейная молекула которого имеет на концах фенольные группы, обуславливающие антиоксидантные свойства. На основе пробукола создан препарат AQI-1067, в молекуле которого одна из фенольных групп заменена на сукцинатгидроксильную эфирную группу, облегчающую проникновение препарата в клетки эндотелия. Наиболее широко распространённые естественные антиоксиданты – это природные полифенолы (см. **Кверцетины**), а также *ревенол* (из красного вина), *эмоксипин* и *мекадол* – производные 3-оксипиридина (основа которого представлена витамином В<sub>6</sub>).

Собственно антиоксидантными свойствами обладают многие вещества – донаторы электронов, например, такие как *тиолы* и *меркаптаны*, в частности, *меркаптоэтанол*, который используется для защиты питательных сред при культивировании клеток.

Все *антиоксиданты* обладают также и *прооксидантными* свойствами при повышении дозы, что ограничивает возможности их применения. Поскольку главным “поставщиком” оксидантов в клетках являются митохондрии (особенно стареющие и повреждённые митохондрии), разрабатываются митохондриально-адресованные антиоксиданты. Лидирующие позиции в разработке таких веществ занимает школа академика В. П. Скулачёва, под руководством которого на основе *пластохинона* из хлоропластов было сконструировано и синтезировано вещество SkQ1, способное задерживать, *по заверению разработчиков*, развитие 14 признаков старения у человека. **Следует отметить: данные обзора, опубликованного в 2018 г в *Journal of the American College of Cardiology*, показывают неэффективность приёма антиоксидантов в профилактике сердечно-сосудистых заболеваний и преждевременной смерти!**

**Антионкогены.** От греч. *anti* – *против*, *onkos* – *вздутие* (опухоль) и *гены*. Гены, контролирующие клеточный рост путём его подавления, инактивация которых приводит к безостановочной пролиферации клеток. Как правило, у этих генов имеются и другие функции, например, ген *TP53* играет роль своеобразного “стража”, или “хранителя” генома и обеспечивает много функций в клетке. Синоним – *гены опухолевые супрессоры* (см. **Гены опухолевые супрессоры (TSG)**).

**Антиподы.** От греч. *anti* – *против* и *podos* (*pus*) – *нога*. Клетки зародышевых тканей растений. В некоторых антиподиальных клетках ячменя, фасоли встречаются гигантские политенные хромосомы, тело

которых не разделяется на диски и междисковые участки и они не образуют пуфы (см. **Пуфы**).

**Антипорт.** От греч. *anti* – *против* и лат. *porta* – *ворота*. Перенос веществ через мембрану клетки в противоположном направлении (*векторный перенос*), например, обмен ионов  $\text{HCO}_3^-$  на  $\text{Cl}^-$  в мембране эритроцитов (см. **Антипортер**, **Симпорт**, **Унипорт**). Синонимы – *обменная диффузия*, *контрпорт*.

**Антипортер.** От греч. *anti* – *против* и англ. *porter* – *носильщик*, *грузчик*, *привратник*. Белок-переносчик, который транспортирует в *противоположных направлениях* через плазматическую мембрану одновременно (или последовательно) два или более типа различных веществ (обычно, малые молекулы или ионы) за счёт механизма сопряжения, когда один метаболит поступает против градиента концентрации за счёт того, что другой метаболит движется по градиенту. Синоним – “*обменник*”.

**Антирецепторы.** Поверхностные белки клетки, способные взаимодействовать с собственными рецепторами клетки при пространственном сближении. Другими словами, *эндогенные имитаторы лигандов*. Впервые были обнаружены в составе протеолитических фрагментов поверхностных клеточных белков как белковые компоненты, способные взаимодействовать с иммобилизованными антителами, специфическими соответствующим лигандам\*.

\*Поскольку мембранные белки, распознающие лиганды, называются *рецепторами*, правомочно было белки, взаимодействующие с антителами против лигандов, назвать *антирецепторами*.

**Антисептика.** От греч. *anti* – *против* и *septikos* – *гнойный* (гнилостный). Метод обеззараживания, а также лечения инфицированных ран химическими веществами, убивающими микроорганизмы.

**Антисептики.** От греч. *anti* – *против* и *septikos* – *гнойный*. Вещества, вызывающие гибель микроорганизмов. Природные антисептики *фенолы*, препятствуют цепным реакциям окисления. Фенольных соединений много в древесине сосны, в сфагновых мхах. Обеззараживающие свойства сфагновых мхов издавна известны в народной медицине (см. **Сфагнол**). Очень сильный природный антисептик – *слизь голотурий*.

**Антисмысловая активность.** Способность определённых агентов, например, коротких РНК связываться с информационными РНК и, тем самым, препятствовать биосинтезу белка (см. **Антисмысловые РНК**).

**Антисмысловые РНК.** Полинуклеотидные РНКовые цепочки, полученные искусственным путём и способные связываться с комплементарными последовательностями мРНК, что приводит к подавлению активности соответствующих генов. Подобным эффектом обладают и короткие двухцепочечные РНК (siRNA) (см. **РНК-интерференция**).

**Антитела.** От греч. *anti* – *против* и *тела*. Буквально, “противотела” (“тела против антигенов”)\*. Класс растворимых белков, имеющих Y-образную форму и продуцируемых активированными В-лимфоцитами (плазматическими клетками) в ответ на внедрение в организм чужеродных антигенов (см. **Антигены, Иммуноглобулины**). Антитела поступают в кровь (сывороточные антитела)\*\*, либо связываются с особыми лимфоцитами, переносящими их к чужеродным антигенам. Обладают защитными, обезвреживающими (нейтрализующими), или маркирующими свойствами. Антитела связывают антигены и способствуют их нейтрализации и удалению при участии фагоцитирующих клеток. Все антитела имеют одинаковый общий план строения и состоят из нескольких субъединиц. Типичное строение имеют иммуноглобулины класса G (IgG). В простейшем случае антитела состоят из четырёх цепей (из двух HL-гетеродимеров): двух одинаковых тяжёлых (H-цепи, от англ. *heavy* – *тяжёлый*, М.м. 50000) и двух одинаковых лёгких (L-цепи, от англ. *light* – *лёгкий*, М.м. 25000), соединённых дисульфидными мостиками. В свою очередь, каждая цепь состоит из *доменов*. Все четыре цепи образуют симметричную Y-образную структуру. N-концевые участки H- и L-цепей составляют антиген-связывающие фрагменты (**Fab**), где F – *fragment*, a – *antigen* и b – *bond* – *связь*. Fab-фрагменты соединены с помощью гибкого участка (“шарнира”) с фрагментом **Fc** (где “с” от лат. *constans* – *постоянный*), который способен взаимодействовать с макрофагами, лимфоцитами и факторами комплемента. N-концевой домен Fab-фрагмента, связывающий антигены, называется *вариабельной областью* (V) (см. **Антигенсвязывающий центр**). С ней связана *константная область* (C), состоящая из одного домена L-цепи (C1) и 3-4 доменов H-цепи (Cn1-4). C-область молекулы отвечает за лизис и фагоцитоз бактериальных клеток и макромолекулярных частиц после связывания с ними антитела. Такое же строение имеют антитела класса IgD и мономеры IgM (полные антитела класса IgM состоят из десяти гетеродимеров).

В зависимости от типа Cn-доменов иммуноглобулины относятся к одному из пяти классов: IgG (наибольший класс, составляющий 75 % от всех иммуноглобулинов), IgM, IgA\*\*\*, IgD и IgE (называются также реакинами). Синонимы – *иммуноглобулины (Ig), гаммаглобулины (γ-глобулины)* (см. **Домены, Иммуноглобулины**) Синоним – *иммуноглобулины*.

\*Название, введённое в науку немецким биохимиком и иммунологом Паулем Эрлихом (Paul Ehrlich, 1854–1915) (см. также **Гематоэнцефалический барьер, Рецепторы, Трипановый красный**).

\*\*Представляют собой белки плазмы (сыворотки) крови человека и животных, относящиеся к классу иммуноглобулинов (Ig) (γ-глобулинов – гликопротеинов с М.м. от 150 до 1000 kDa), образующихся в плазматических клетках (специализированных лимфоидных популяциях клеток, способных образовывать клоны), возникающих в результате

антигензависимой дифференцировки В-лимфоцитов в *центрах размножения*.

\*\*\*IgA вырабатывается в клетках, сходных с плазматическими и находящихся в слизистой дыхательной и пищеварительной систем.

За раскрытие структуры антител (гамма-глобулинов) американский биохимик Джеральд Эдельман (J. M. Edelman, р. 1929) и английский иммунолог Родни Портер (R. R. Porter, р. 1917) в 1972 г. были удостоены Нобелевской премии по химии.

**Антитерминаторные белки.** От греч. *anti* – *против* и англ. *terminator* – *ограничитель* < лат. *terminatum* – *ограничивать*. Регуляторные белки, предотвращающие нормальную терминацию (позволяют РНК-полимеразе проскакать сайты терминации транскрипции и продолжать транскрипцию). Синоним – *антитерминаторы*.

**Антитерминирующие мутации.** Мутации, превращающие *стоп-кодона* в *смысловые кодона*, в результате чего для большинства молекул мРНК, имеющих нетранслируемые последовательности (3'-UTR\*), синтез полипептида продолжается, пока не будет достигнут следующий стоп-кодон (“страховочный стоп-кодон”), обычно расположенный в UTR. Например, антитерминирующая мутация приводит к возникновению варианта гемоглобина HbCS, обнаруженного у жителей одного из районов Ямайки\*\*.

\*3'-UTR – *untranslated region* (3'-концевая нетранслируемая область, расположенная в мРНК вблизи от поли-А последовательности).

\*\*Район называется Констант-Спринг (*Constant Spring* – “Вечная весна”), откуда и возникло обозначение этого варианта гемоглобина.

**Антитоксины.** От греч. *anti* – *против* и *toxikon* – *яд*. Антитела, образующиеся в ответ на ядовитые вещества биологического происхождения (бактериальные токсины, зоотоксины и фитотоксины), обладающие антигенными свойствами. Получают из глобулиновой фракции сыворотки крови иммунизированных специфическим анатоксином животных, обычно лошадей или овец. Примерами могут служить *ботулинистический антитоксин*, *дифтерийный антитоксин* и *столбнячный антитоксин*, а также противоядия (сыворотки), использующиеся против ядов некоторых видов змей (см. **Токсины**).

**Антитиреоидные вещества.** От греч. *anti* – *против* и *thyreos* – *щит* (*thyreoeides* – *щитовидный*, *thyroidea* – *щитовидная железа*). Соединения, устраняющие *тиреотоксикоз*, возникающий в результате повышения секреции тиреоидных гормонов, например, при диффузном токсическом зобе\*. К таким соединениям относятся производные тиоурацила (метилтиоурацил), имидазола (мерказолил) и лития карбонат.

\*Базедова болезнь, или болезнь Грейвса.

**Антитромбин\*.** От греч. *anti* – *против* и *thrombos* – *сгусток* (тромб). Белок, препятствующий свёртыванию крови. Недостаточная продукция

антитромбина имеет место при наследственной *тромбофилии*. Синоним – *антитромбический фактор*.

\*В США выведены трансгенные козы, молоко которых содержит человеческий *антитромбин*. Обычно этот фактор получают из дефицитной донорской крови.

**Антифагоцитарные компоненты.** Определённые поверхностные компоненты бактериальных клеток, препятствующие отложению на них *опсонизирующего* белка C3b – компонента системы комплемента. Такими антифагоцитарными компонентами являются: 1. М-белки\*, которые подавляют взаимодействие C3b с рецепторами на фагоцитирующих полиморфноядерных лейкоцитах (главным образом, на нейтрофилах) и обеспечивают устойчивость бактерий к сывороточным факторам неспецифического иммунитета. 2. Белковый S-слой бактериальных клеточных стенок (см. **Комплемент**).

\*М-белки – нефимбриальные белки из группы адгезинов, обнаруженные у *Streptococcus pyogenes*, способные связываться с различными поверхностными структурами клеток организма-хозяина, в частности, с фибронектином. В то же время он может связываться с фактором Н – ингибитором активации комплемента. У стрептококков описано более 60-ти различных М-белков.

**Антиферменты.** Вещества, вырабатываемые паразитами и препятствующие действию ферментов организма-хозяина. Благодаря таким веществам паразиты не перевариваются в кишечном тракте ферментами пищеварительных соков хозяина. Тканевые и кровяные паразиты антиферментами блокируют литическое действие фагоцитов. К этой же группе относят и вещества антикоагулянты, блокирующие свёртывание крови, например, *гирудин* слюны пиявок и *табанин*\* слюны самок слепня *Tabanus bovinus*, паразитирующего на крупном рогатом скоте, а также антифермент из слюны иксодовых клещей (*Ixodes ricinus*), препятствующий образованию *тромбопластина*.

\*От лат. *tabanus* – *овод*.

**Антифиданты.** От греч. *anti* – *против* и *feed* – *питание*. Вещества, защищающие растения от поедания животными и насекомыми\*. Другими словами, антифиданты – это естественные пестициды растений. К антифидантам относятся алкалоиды, гликозиды, сапонины и цианиды (вещества горького вкуса)\*\*. Известно более 800 соединений, выделенных из растений и обладающих антифидантными свойствами. У человека многие из этих соединений активируют, в частности, в ЦНС определённые пути адаптации клеток к окислительному стрессу (например, активируют *Nrf2*-каскад\*\*\*), и в результате повышают устойчивость нейронов головного мозга к повреждениям, вызываемым свободными радикалами (см. **Гормезис, АФК, Хеморецепция, Фитонутриенты**).

Интересно отметить, что два вида попугаев ара из бассейна Амазонки, поедающие несъедобные ядовитые плоды, для нейтрализации токсинов поглощают особый вид береговой глины (см. **Геофагия**),

а южно-индийские полуобезьяны тонкие Лори\*\*\*\*, поедающие ядовитые растения, выживают благодаря замедленному метаболизму, сказывающемуся и на их поведении. Некоторые насекомые используют растительные токсины (например, токсины молочая) для своей защиты от хищников, накапливая их в своём теле. Таким же образом поступают и определённые виды очень ядовитых древесных лягушек.

\*Кроме антиоксидантов растения используют для защиты от животных всевозможные анатомические приспособления – шипы и колючки, а травы защищаются от поедания животными с помощью кристалликов оксида кремния, импрегнированных по краям листа, как например, у осоковых (недаром осокой можно легко порезаться). Возможно, что это подтолкнуло эволюцию зубов, которые характерны для современных травоядных животных, а другие травоядные вымерли.

\*\*Белки-рецепторы, воспринимающие горький вкус, находятся не только на языке, но и во многих внутренних органах, не вступающих в непосредственный контакт с пищей. После взаимодействия со своими лигандами они способны инициировать быструю защитную реакцию иммунной системы, направленную против инфицирующих организм бактерий. Отсюда следует, что присутствие в пище горечи оказывает благоприятное влияние на состояние нашего здоровья.

\*\*\*Цитоплазматический комплекс белков *Nrf2* и *Keap1*. Куркумин и сульфорафан разрушают этот комплекс, в результате чего белок *Keap1* отсоединяется от *Nrf2* и последний перемещается в ядро клетки, где активирует гены, кодирующие антиоксидантные ферменты, избавляющие клетку от избытка свободных радикалов (см. **Куркумин, Сульфорафан**).

\*\*\*\*От устаревшего голл. *loeris* – клоун (возможно, что название дано из-за их мордочек, с очень большими глазами, хорошо видящими в темноте, и напоминающих маску клоуна).

**Антифолаты.** Препараты, антагонисты *фолиевой кислоты* (по-другому, витамина В<sub>9</sub> или витамина В<sub>11</sub>), которые подавляют фермент дигидрофолат-редуктазу (DHFR), участвующий в синтезе нуклеотидов. Антифолаты используются как антибиотики, ингибирующие синтез ДНК у патогенных микроорганизмов, в том числе дрожжеподобных грибов (см. **Фолиевая кислота**).

**Антиципация.** От лат. *anticipatio* – *предвосхищение, предугадывание*. Явление, заключающееся в том, что некоторые наследственные заболевания, вызванные увеличением числа тринуклеотидных повторов (*триплетных* или *микросателлитных* повторов) в резидентном гене, у потомков начинаются в более раннем возрасте и протекают тяжелее, чем у родителей. В конце концов, *антиципация* приходит к самоограничению, поскольку болезнь, возникнув у детей с продолжающейся экспансией тринуклеотидных повторов, дальше не распространяется вследствие их неспособности к деторождению (см. **Динамические мутации, Хорея**

**Хантингтона, “Ломкая X-хромосома”, Экспансия тринуклеотидных повторов).** Синоним – явление упреждения.

**Антофеин.** От греч. anthos – *цветок*, (фе)нол и суффикс “ин”. Пигмент фенольной природы тёмно-бурового, или чёрного цвета, присутствующий в клеточном соке лепестков венчика у конских бобов *Vicia faba*.

**Антохлор.** От греч. anthos – *цветок* и chloros – *зелёный*. Жёлто-зелёный растительный пигмент. Антохлор обуславливает жёлтую окраску кожуры лимонов, цветков мака, георгинов и льнянки.

**Антоцианины.** От греч. anthos – *цветок* и kyanos – *лазоревоый, лазурь*. Пигменты группы антоцианов, накапливающиеся в вакуолях при созревании плодов и обеспечивающие их характерную окраску (см. **Антоцианы**).

**Антоцианы.** От греч. anthos – *цветок* и kyanos – *синий, лазоревоый*. Растительные пигменты фенольной природы, содержащиеся в клеточном соке у многих растений и обуславливающие окраску цветков, плодов, листьев и других частей растения в синий, фиолетовый и красный цвета (например, антоцианы свёклы). Антоцианы играют светозащитную роль у растений, обитающих на открытых местах. Как пищевые компоненты представляют собой естественные антиоксиданты, обладающие антисклеротическим действием.

**Антракноз.** От греч. anthrax – *уголь* и nosos – *болезнь*. Паразитарное заболевание растений (смородины, винограда, бобовых, тыквенных и пр.), вызываемое несовершенными грибами (*меланкониевыми*). При антракнозе на растениях появляются углублённые бурые пятна, окружённые чёрной канвой, откуда и возникло название.

**Антральный (antral).** От греч. antrum – *пещера*. Относящийся к пазухе (пещере). Например, антральный отдел желудка.

**Антропоген.** От греч. anthropos – *человек* и gegan – *порождать*. Четвертичный период в геологической истории Земли, продолжавшийся в течение 1,8 млн. лет, к которому относят появление человека.

**Антропогенез.** От греч. anthropos – *человек* и genesis – *происхождение*. Историко-эволюционный процесс формирования биологического вида человека (физического типа человека), развития его социальных навыков и когнитивных способностей, речи и трудовой деятельности. Является важнейшим разделом *антропологии*. Антропогенез связан с ускоренным развитием лобных (префронтальных) областей коры головного мозга и обеспечивался рядом быстрых изменений в небольших частях генома (см. **Зоны ускоренного развития у человека**). Синоним – *антропогенез* (антропогенез образно называют также “эпохой лобных долей”).

**Антропогенетика.** От греч. anthropos – *человек* и генетика. Генетика человека. Делает акцент на изучении уникальности генетической конституции каждого отдельного человека и подчёркивает ценность генетического полиморфизма для обеспечения высокой адаптивности

человеческих популяций. С медико-биологической точки зрения позволяет выявлять дефекты обмена веществ и устанавливает возможные пути их корригирования у отдельных индивидуумов.

**Антропогенный.** От греч. *anthropos* – человек и *genan* – порождать. Фактор, а также период в развитии, обусловленный влиянием человека. Синоним – *антропик* (англ. *anthropic*).

**Антропоиды.** От греч. *anthropos* – человек и *eidos* – сходство, вид. Человекообразные обезьяны такие как *сиаманг*, *гibbon\**, *орангутанг* (орангутан)\*\* (Юго-Восточная Азия); *горилла* и *шимпанзе* (Африка). Человек также относится к антропоидам (из группы узконосых больших человекообразных обезьян, англ. *great apes*) (см. **Антропоморфы**, **Бипедализм**). Синонимы – *гоминиды*, *гоминоиды* (*Hominoides*), *антропоморфные* обезьяны.

\*Некоторые авторы не включают гиббонов в группу крупных человекообразных обезьян, поскольку грудная клетка у гиббонов состоит из 13 пар ребёр, вместо 12 пар, характерных для понгид и человека.

\*\*От нем. *Orangutan* < малайск. *orang utan* (*orang hutan*) – “лесной человек”; обезьяну также называют *оранг*, или *маяс* (*Simiasatyrus*, где лат. *simia* – обезьяна и греч. *satyrus* – *сатур*, *хвостатая обезьяна*). Орангутаны существуют уже не менее 16 млн. лет, что говорит об их очень стабильном геноме (см. **Alu-повторы**, **Ретротранспозоны**).

**Антропология.** От греч. *anthropos* – человек и *logos* – учение. Наука об эволюционном происхождении человека как биологического вида.

**Антропометрия.** От греч. *anthropos* – человек и *metron* – мерка. Метод антропологических исследований, заключающийся в измерении и описании человеческого тела.

**Антропоморфизм.** От фр. *anthropomorphisme* < греч. *anthropos* – человек и *morphe* – форма. Наделение живых и неживых объектов окружающего мира человеческими свойствами.

**Антропоморфный.** От греч. *anthropos* – человек и *morphe* – форма. Сходный по форме с человеком.

**Антропоморфы (Anthropomorphae).** От греч. *anthropos* – человек и *morphe* – форма. Семейство крупных человекообразных обезьян, к которым относят семейство *понгид\** (*Pongidae*), состоящее из трёх родов – *орангутангов* (*Pongo pigmaeus*), *горилл\*\** (например, горных горилл – *Gorilla gorilla beringei*) и *шимпанзе\*\*\**, представители которых лишены хвостов, защёчных мешков и имеют по 12 рёбер как у человека (10 истинных и 2 ложных). Гаплоидный кариотип всех антропоморфов содержит 24 хромосомы, в отличие от человека, у которого 23 хромосомы. Человеческий кариотип возник в результате слияния двух средних по размерам хромосом шимпанзе с образованием 2-ой хромосомы человека. Геномы всех понгид уже расшифрованы (см. **Антропоиды**).

\*Название дано от орангутанга (*Pongo*). В 2017 г. на острове Суматра (Малайский архипелаг, Индонезия) был открыт новый вид *Pongo* (*Pongo*

*tapanuliensis* – орангутанг тапанульский), и это первое за 90 лет открытие нового вида гоминид! (см. **Бипедализм**).

\*\*Самые крупные современные обезьяны – это горные гориллы, обитающие на востоке Африки (вес взрослого самца может достигать 300 кг, а рост 2 м). Название *Gorilla* на одном из африканских диалектов означает “дикий человек”.

\*\*\*Род шимпанзе *Pan* (например, вид *Pan troglodytes*, где греч. *troglodytes* – *пещерный человек* < *trogle* – *пещера, нора*) получил название от лесного божества Пана из античной мифологии. В английском языке существует слово *Jocko*, которым называется большой шимпанзе *Pan troglodytes*.

Следует отметить, что наш геном совпадает с геномом гориллы на 97 %, а с геномом шимпанзе на 99 %. Даже количество и расположение ядер мозга (функциональных скоплений нейронов) у шимпанзе и человека совершенно одинаковое, что говорит о том, что у нас с шимпанзе был общий предок, ещё раньше отошедший от гориллы.

**Антропофагия.** От греч. *anthropos* – *человек* и *phagein* – *пожирать*. Поедание человеком себе подобных. Антропофагия была распространена в доисторические времена (на животной стадии развития человека) как один из способов выживания. Позднее совершалась также в ритуальных целях (культовый каннибализм во времена язычества и как форма жертвоприношений\*) и даже ещё в XX веке в некоторых папуасских племенах (племена Форе, племя Карабаи, племя Яли\*\*) на островах Океании (Папуа Новая Гвинея) (см. **Болезнь куру**). Ритуальный каннибализм свойственен также индейскому племени Вари, обитающему в Амазонии. Спорадический каннибализм случался в условиях жесточайшего голода, или иногда встречается как тяжёлая психическая девиация (психопатия, проявляющаяся некрофагией). Синоним – *каннибализм* (см. **Каннибализм**).

\*В индийском городе мёртвых Варнасе существует ошеломительный для цивилизованного человека ритуал, когда представители особой касты жрецов высушивают тела умерших людей, перемалывают их и смешивают с мукой, а затем поедают.

\*\*В этом племени до сих пор распространена традиция выказывания почести умершему родственнику путём поедания кусочка его плоти.

**Антрум.** От лат. *antrum* – *полость (a cave)*. В анатомии *антрум* – любая частично изолированная полость, например, пещера привратника желудка. В эмбриологии – полость растущего фолликула.

**Анус.** От лат. *anus* (*anulus*) – *круг, кольцо*. Анатомический термин, обозначающий *задний проход* (выходное отверстие прямой кишки, окружённое внутренним и наружным сфинктерами заднего прохода).

**Апекс.** От лат. *apex* – *верх, верхушка, вершина* (производное от *apex* – *апикальный*). Верхушка осевых органов растений. Ткань, из которой состоит апекс, называется *апикальной меристемой*. На апексе

расположены инициальные клетки (или только одна такая клетка).  
Синоним – *конус нарастания*.

**Апелленты.** От лат. *appellens* – *направляющий*. Половые аттрактаны – вещества, привлекающие половозрелых особей противоположно пола, и по своему действию. антагонистичные репеллентам. Облегчают встречу особей противоположно пола у видов, представленных небольшим числом особей, или живущих на большом расстоянии друг от друга. Синонимы – *приманки, эпагоны* (см. **Эпагоны**).

**Апертуры.** От лат. *apertura* – *отверстие*. Утончённые места в экзине, представленные в форме пор или борозд, через которые происходит прорастание пыльцы (см. **Интина** и **Экзина**).

**Апертуровидный.** От лат. *apertura* – *отверстие*. Похожий на апертуру (термин используется в *палинологии*). Синоним – *оройдный* (ротовидный).

**Апикальные меристемы.** От англ. *apical* – *верхушечный* < лат. *apex* – *верх* и меристемы – *образовательные ткани*. Верхушечные меристемы осевых органов (стебля или корня) у растений.

**Апикальный.** От англ. *apical* – *верхушечный* < лат. *apex* – *верх*, *вершина*. Находящийся на конце (вершине) структуры. Например, поверхность эпителиальной клетки, открытая в просвет кишки. Апикальная поверхность клетки противоположна базальной поверхности, прилегающей к базальной мембране (базальной пластинке – *basal lamina*).

**Апикопласт.** От англ. *apical* – *верхушечный* и греч. *plastos* – *вылепленный*. Органелла, присущая только некоторым паразитическим простейшим, таким как *Plasmodium*, *Toxoplasma* и *Crystosporidium*. Представляет собой пластиду, содержащую свою собственную ДНК и обладающую прокариотическими свойствами\*.

\*Поэтому такие эукариотические паразиты чувствительны к антибиотикам, подавляющим транскрипцию и трансляцию в прокариотических клетках.

**Апилак.** От лат. *apis* – *пчела* и *lact* – *молоко*. Маточное или пчелиное молочко – секрет фаринго-лабиальных желёз 7–14 дневных пчёл. Основной пищевой субстрат формирования половозрелых самок-маток (молочком заполняются так называемые маточники, в которых развиваются личинки, превращающиеся в маток). Содержит сложный комплекс физиологически активных веществ и используется в медицине как лекарственное средство, применяемое сублингвально в виде таблеток в комплексной восстановительной терапии (особенно ослабленных детей). Обладает также свойствами *афродизиака*. Синоним – *королевское желе*.

**Апираза.** От греч. частица отрицания *a*, *pyr* – *огонь* и суффикса “*аза*”, указывающий на то, что это фермент. Кальций-зависимый фермент АТФ-дифосфогидролаза, отщепляющий фосфат от АТФ и АДФ. Синоним – *аденозинтрифосфатаза*.

**Апитоксин.** От лат. *apis* – *пчела* и греч. *toxikon* – *яд*. Пчелиный яд. Секрет ядовитых желёз жалящего аппарата пчелы. Из активно

действующих веществ содержит ферменты *гиалуронидазу* и *лецитиназу* А, пептид меллитин, а также муравьиную, соляную, фосфорную кислоты и аминокислоты. Следует отметить, что полный состав апитоксина до сих пор неизвестен. Разрушает клеточные мембраны, вызывая боль, отёк и воспаление. Апитоксин является очень сильным стерилизатором; его эффективность сохраняется даже при разведении 1:5000. В желудочном соке апитоксин полностью переваривается. Синоним – *меллитин* (см. **Меллитин**).

**Апланоспоры.** От греч. *arplanes* – *неподвижный* и *spora* – *семя*. Споры у водорослей, имеющие плотную оболочку и лишённые жгутиков (см. **Гипноспоры, Зооспоры**).

**Апластическая анемия.** От греч. частицы отрицания *a* и *plastos* – *вылепленный*. Тотальное снижение содержания эритроцитов в крови, вследствие угнетения эритропоэза. Может быть наследственной (например, синдром Фанкони\*, анемия Даймонда-Блекфена) и приобретённой. Апластическая анемия обычно сопровождается гранулоцитопенией и тромбоцитопенией, что связано с гипоплазией (гипопластическая анемия) или аплазией костного мозга.

\*Наследственная (обычно встречается у членов одной семьи) идиопатическая рефрактерная (неподдающаяся лечению) анемия, характеризующаяся панцитопенией, гипоплазией костного мозга и врождёнными аномалиями. Описана швейцарским педиатром Фанкони Г. (Fanconi G., 1892–1973). Считается, что болезнь возникает из-за мутаций в генах, кодирующих белки, поддерживающие нужную длину теломер (см. **Теломеры, Теломерные синдромы**).

**Апноэ.** От греч. *apnoia* – *безветренный* (мед. *отсутствие дыхания*). Периодическая остановка дыхания во сне в результате подавления активности дыхательного центра (например, вследствие выраженной гипоксии), или в результате закрытия верхних дыхательных путей при синдроме обструктивного апноэ сна\* (см. **Обструкция, Ронхопатия, Синдром Ундины**). Следует отметить, что апноэ и храп очень опасны для жизни, поскольку при апноэ мозг лишается притока кислорода, что может привести к инсульту (см. **Инсульт**).

\*Апноэ способствуют анатомические особенности, такие как лишний вес и короткая шея, а также эмоциональные дневные перегрузки и гиподинамия, курение и алкоголь.

**Апогаметия.** От греч. *apo* – *над, сверху, от, вдали*, *gamete* – *жена* и *-ia* – *условия*. Способ размножения растений путём развития зародыша из клеток зародышевого мешка. Синоним – *апогамия* (см. **Апогамия, Апоспория**).

**Апогамия.** От греч. *apo* – *над, сверху, вдали* (отдельно), *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Апомиктическое развитие зародыша семени – развитие не из яйцеклетки, а из других клеток зародышевого мешка. *Апогамия нередуцированная* – развитие зародыша из диплоидных синергид или антипод. *Апогамия редуцированная* – развитие зародыша из гаплоидных

синергид или антипод. Такой тип отклонения от нормы относится к общему явлению, называемому *апомиксисом* (см. **Апомиксис**). Синоним – *апогаметия*.

**Апогения.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали*, *генап* – *порождать* и *-ia* – *условия*. Стерильность, бесплодность.

**Апогиния.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали* (отдельно), *гене* – *женщина* и *-ia* – *условия*. Женская стерильность.

**Аподальный.** От греч. частицы отрицания *a* и *podos* (*pus*) – *нога* (англ. *apodal* < греч. *apodous*). Термин используется в зоологии для описания некоторых анатомических особенностей у рыб, земноводных и пресмыкающихся. 1. Не имеющий ног (безногий, например, безногие представители отряда земноводных семейства червяг (*Caeciliidae*)). 2. Голобрюхий. 3. Не имеющий спинного плавника (например, многие иглобрюхообразные (четырёхзубообразные, *Tetraodontiformes*) рыбы не имеют первого спинного плавника).

**Аподема.** От англ. *apodema* (*apodeme*) < греч. *аро* – *лежащий под* (отдельно) и *dema* – *свёрток, пачка, пакет*. Длинная тонкая и прочная пластинка в виде внутреннего выроста хитинного покрова, к которой одним концом прикрепляется мышца, прикреплённая другим концом и расположенная в другом сегменте (отделе) тела у членистоногих (животных с экзоскелетом).

**Апоиндуктор.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали* (отдельно) и лат. *inductor* – *возбудитель*. Белок, взаимодействующий с ДНК и включающий транскрипцию.

**Апокарпный.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали* (отдельно) и *карос* – *плод*. Тип гинецея, который образован одним плодолистиком, или несросшимися между собой (свободными) плодолистиками, каждый из которых образует отдельную камеру. На внутренней поверхности камер, обычно вдоль шва, сидят семяпочки (см. **Гинецей, Ценокарпный**).

**Аполипротеины.** От греч. *аро* – *отделённый* (изолированный), *lipos* – *жир* и *протеины*. Белки плазмы крови, связывающие и транспортирующие липиды (триацилглицериды, фосфолипиды, а также холестерин и его эфиры). Связываясь с липидами, могут образовывать несколько типов липопротеиновых частиц сферической формы, в которых гидрофобные липиды упакованы внутри сферы, а гидрофильные боковые цепи белков и “головки” липидов расположены снаружи. В зависимости от комбинации липидов и белков возникают частицы, обладающие разной плотностью от хиломикрон и липопротеинов очень низкой плотности (ЛПОНП) до липопротеинов высокой плотности (ЛПВП) (см. **Липопротеиды, Полиморфизм, Болезнь Альцгеймера**).

**Апомиксис.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали* (отдельно) и *mixis* – *смешивание, смешение*. Замена полового процесса размножения другим процессом, не связанным с оплодотворением (слиянием гамет). У некоторых цветковых растений\* семя может развиваться и без оплодотворения. Отсюда, *апомиксисом* называется способ бесполого

размножения, при котором не происходит скрещивания\*\* (*автономный апомиксис*). В некоторых случаях для образования плода (зародыша) требуется опыление, но пыльца на рыльце пестика не прорастает. Апомиксис может протекать в форме *партеногенеза\*\*\**, *апогамии*, *апоспории*, *нуцеллярной эмбрионии* и *интегументальной эмбрионии*. Апомиксису противопоставляется процесс нормального *двойного оплодотворения*, называемый *амфимиксисом*.

\*Термин *апомиксис* ввёл немецкий ботаник Ганс Винклер (Winkler, 1906). *Апомиксис*, с которым не был знаком Г. Мендель, сделал его несчастным человеком. По совету выдающегося, но чванливого мюнхенского профессора ботаники Карла Вильгельма Негели Мендель пытался проверить результаты, полученные на горохе, на другом растении – ястребинке (*Hieracium*), которая относится к апомиктическим растениям. Естественно, что у Менделя ничего не получилось. Лучше бы Карл Негели воздержался от своих советов.

\*\*При апомиксисе обычно нарушается *мейоз*, поэтому яйцеклетка содержит не гаплоидный, а диплоидный набор хромосом.

\*\*\*Термин *партеногенез* обычно используется для зоологических объектов.

**Апоморфин.** От греч. *аро* – *отделённый* (изолированный) и *морфин*. Рвотное средство. Физиологически активное вещество, раздражающее нервный центр рвоты в продолговатом мозгу, расположенный в области дна IV желудочка.

**Апопласт (система апопласта).** От греч. *аро* – *от, из, отделённый* и *plastos* – *вылепленный*. Транспортная и вентиляционная система растения, образованная за счёт пространства между клетками паренхимы (система межклетников) (см. **Аэренхима**).

**Апоплексия.** От лат. *ароплексия* < греч. *ароплессо* – *поражаю ударом*. Апоплексический удар (*stroke*). Кровоизлияние в мозг или любой другой орган (развивается, как считается, на фоне гипертонии). Устаревшее название геморрагического инсульта.

**Апокриновый (апокринный).** От греч. *арокрино* – *отделяю*. Буквально, выделительный. Например, *апокриновые* потовые железы, характерные для многих млекопитающих, и расположенные у основания волосяных фолликулов (отделяют маслянистую жидкость, смачивающую волосы\*). Значительно менее эффективные регуляторы температуры тела, чем мерокриновые железы, открывающиеся на поверхности кожи и выделяющие водянистый секрет (пот) (см. **Мерокриновый**). У гиппопотама (бегемота) пот содержит красноватый пигмент, защищающий кожу от солнечного излучения; он также содержит антибиотики, способствующие быстрому заживлению глубоких ран, которые животные часто наносят друг другу в драках (см. **Меланин**).

\*Вспомните, если видели, взмыленных лошадей на скачках.

**Апоптоз.** От греч. *аро* – *отделение, отсоединение* (вариант, от *арис* – *лист*) и *ptos* (*птоз*, *ptosis*) – *падение вниз*\*. Буквально, *листопад*.

В клеточной биологии термин *апоптоз* был повторно предложен Уайли и соавторами (Wyllie et. al., 1980) и понимается как “*программируемая*” (физиологически обусловленная и генетически детерминированная (регулируемая) *клеточная гибель*). Апоптоз – это врождённая способность к клеточному суициду, происходящая на определённых стадиях развития организма (в эмбриогенезе), или после выполнения клетками определённых функций (завершения их миссии), а также при повреждении или (в норме) инфицировании клеток. Апоптоз – высококонсервативный, генетически регулируемый биологический процесс\*\*, характеризующийся филигранной *разборкой* структурных элементов клетки (например, клеточной мембраны или хроматина и т. д.) и сильно отличающийся от гибели клеток через *некроз* (см. **Некроз**). Апоптоз обеспечивает несколько важнейших биологических процессов: 1. Эмбриогенез (эмбриональный морфогенез), при котором гибель клеток – это нормальный компонент процессов развития. Например, с апоптозом протекает формирование нервной системы, или пальцев (гибель клеток в межпальцевых зонах развивающихся конечностей). 2. Поддержание тканевого гомеостаза (элиминацию “отработавших” клеток и клеток с необратимыми повреждениями ДНК). 3. Устранение *лишних клеток* (в организме всё время образуется избыточное число новых клеток). 4. Защиту от патогенов (гибель клеток, заражённых вирусами). 5. Элиминацию “ненужных” Т- и В-лимфоцитов. 6. Элиминацию трансформированных клеток (*канцерогенная дегенерация*). Следует отметить, что масштабы гибели клеток в процессе пренатального развития, например, нервной системы или яичников позвоночных могут быть поразительными. Гибель и замена клеток происходит постоянно во многих органах, особенно таких как кожа, кишечник, матка, кровь (ежедневно у взрослого человека погибает и восстанавливается примерно 100 млрд. клеток!). В то же время, отклонение апоптоза в сторону его *усиления* во взрослом организме (болезни Альцгеймера и Паркинсона, инсульты и инфаркты, цирроз, гастрит и язвенная болезнь желудка, реперфузионные осложнения, связанные с генерацией АФК) или, напротив, *ослабления* (рак, аутоиммунные заболевания и некоторые вирусные инфекции) лежит в основе развития этих тяжелейших заболеваний. Коллективный (массовый) апоптоз функциональных клеток является также основой естественного процесса старения, при котором, в то же время, происходит прогрессирующая утрата способности дефектных клеток адекватно отвечать на сигналы апоптоза. Апоптоз – “горячая точка” современной биологии. Он может быть активирован через специальные рецепторы (*инструктивный апоптоз*) и через митохондрии. В настоящее время охарактеризованы рецепторы, передающие апоптотический сигнал на цистеиновые протеазы (*FAS*-рецепторы\*\*\*, *TNF*-рецепторы первого типа, *DR*-рецепторы), описаны семейства генов, программирующих клеточную гибель, изучены механизмы фрагментации ДНК, установлена роль митохондрий в регуляции апоптоза и описана группа

протеолитических ферментов – цистеиновых протеаз (каспаз\*\*\*\*), которым принадлежит центральное место в пусковых механизмах апоптоза. Однако до сих пор не установлены закономерности регуляции включения апоптоза. Известно, что разные цитотоксические вещества вызывают активацию различных путей передачи сигнала в одних и тех же клетках, и в то же время, одно и то же вещество в зависимости от состояния клетки включает также различные пути трансдукции сигнала.

Второй сигнальный каскад развития апоптоза запускается через митохондрии при участии каспаз 8 и 10. Изменение мембранной проницаемости, приводящей к деполяризации и падению трансмембранного потенциала, начинается с разобщения сопряжённых в норме процессов окисления и фосфорилирования, что тормозит потребление кислорода и приводит к появлению на мембранах митохондрий АФК (активных форм кислорода), открывающих поры во внутренней мембране. За открытием пор следует набухание митохондрий, разрыв внутренней мембраны и выход белков, в частности, цитохрома-С, формирующих *апоптосому*. Это апоптоз, развивающийся по механизму окислительного стресса. Элиминация клеток, представляющих потенциальную угрозу для целого организма (дефектных по ДНК), обычно реализуется через активацию гена, кодирующего белок-супрессор *P53* (ответственный за противораковый механизм), который также активирует каспазы. Клетки, несущие внутриклеточных паразитов, в норме также подвергаются апоптозу, индуцированному цитотоксическими лимфоцитами. За механизм подавления апоптоза отвечает белок *BCL-2\*\*\*\*\** или, точнее, семейство родственных ему белков, являющихся мощными ингибиторами апоптоза. Ген этого белка часто активируется в трансформированных клетках и присутствует в геноме некоторых вирусов (таким способом вирусы препятствуют гибели заражённых клеток). Во многих В-клеточных лимфомах ген *bcl-2* транслоцируется со своего “законного” места в 18-ой хромосоме (сегмент 18q21) на 14-ю хромосому, где подпадает под влияние *энхансера* гена, кодирующего тяжёлую цепь иммуноглобулина. В результате появляется клон лимфоцитов с увеличенным сроком жизни и развивается лимфома (см. **Инструктивный апоптоз, Каспазы, Субстраты апоптоза**).

Следует отметить, что возможна также гибель клетки за счёт комбинации программ *апоптоза* и *некроза* (**некроптоз**), заложенных в геноме клетки.

Ген *bcl-2* называют также “геном выживания” (*gene survivin*), поскольку он предотвращает апоптоз раковых клеток. По-видимому, этот ген может стать главной мишенью фармакологической атаки на опухоли. Интересно также отметить, что если бы не было апоптоза клеток кишечника, то к концу жизни длина кишечника у человека составляла бы 30 км! *Увы, смерть, как и жизнь, имеет свою “программу”*.

Наконец, следует отметить, что кроме апоптоза и некроза известны и другие формы гибели клеток, такие как аутофагия, иммунологическая

гибель, “митотическая катастрофа”, сенесценс, ферроптоз и энтоз. Умение управлять ими чрезвычайно важно для разработки перспективных методов терапии опухолевых заболеваний!

\*Термин, означающий “падение вниз”, впервые ввёл древнеримский врач Гален для обозначения осеннего опада листьев (*phylloptosis* – *опадение листьев*), в результате формирования “отделительного слоя” клеток, подвергающихся апоптозу (поразительное предвосхищение Галена). Гален обратил внимание на то, что со сломанной ветки листья не опадают (это учитывают при заготовке банных веников), и сделал вывод, что листопад – это активный процесс, требующий жизнедеятельности самого растения. Термин также выводят от лат. *arx* – *верхушка* или греч. *аро* – *от*. В медицинской практике используется термин *птоз*, например, птоз века, птоз матки, или птоз почки (опущение века, матки, почки).

\*\*Основные генетические элементы апоптоза сохранились в процессе эволюции животных и совпадают у червей (*C. elegans*) и человека.

\*\*\**FAS*-специфичные рецепторы связываются с тримерными белковыми комплексами – *FAS*-лигандами, экспонирующимися на поверхности цитотоксических Т-лимфоцитов и активируются с образованием олигомеров (тримеров). Рецепторы фактора некроза опухолей (ФНО, TNF) также активируются с образованием олигомеров.

\*\*\*\*Цистеиновые протеазы родственны *интерлейкин-1β-инвертазе*.

\*\*\*\*\*Название Bcl-2 образовано как сокращение от “В-клеточной лимфомы/лейкоза-2” (“*B-cell lymphoma/leukemia-2*”) (см. J. M. Adams, S. Cory. The Bcl-2 protein family: arbiters of cell survival. *Science*, 1998. v. 281, p. 1322–1326).

**Апорогамия.** От греч. частицы отрицания “а”, *poros* – *отверстие*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Процесс оплодотворения у некоторых растений с упрощённым цветком, при котором пыльцевая трубка проникает в семязачаток, минуя *микропиле* (последний может даже зарастать). Апорогамия может быть двух типов – *мезогамия* и *халазогамия* (см. **Мезогамия**, **Халазогамия**).

**Апосематизм.** От греч. *aposemaino* – *указываю*. Угрожающее предупреждение (признак, относящийся к угрозе). Апосематическая окраска указывает хищнику, что возможная жертва ядовита или неприятна на вкус. Апосематический – отпугивающий (англ. *aposeme* – отпугивающий признак или отпугивающая окраска).

**Апоспермия.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали* (отдельно), *sperm* – *семя* и *-ia* – *условия*. Вегетативный апомиксис (см. **Апомиксис**).

**Апоспория.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали*, *spora* – *спора* и *-ia* – *условия*. Отклонение от нормы, при котором развитие зародыша, хотя и происходит в зародышевом мешке, но без оплодотворения, из диплоидных клеток нуцеллуса или интегумента, т. е. из клеток спорофита, а не из мегаспоры. Этот случай относится к явлению, называемому *апомиксисом* (см. **Апомиксис**).

**Апотеции.** От лат. *apotheca* < греч. *apothekē, apothekion* – кладовая, погреб, хранилище. Открытые плодовые тела (обычно чашевидной формы) у грибов дискомицетов, например, *саркосцифы ярко-красной* (*Sarcoscypha coccinea*). Апотеции лишайников представляют собой мелкие структуры округлой или овальной формы, расположенные на поверхности (чаще верхней) таллома. Состоят из уплощённой центральной части – диска, верхний слой\* которого образован многочисленными сумками и стерильными гифами – *парафизами*. По периферии диск окружён валиком – *эксципулом* (см. **Парафиз, Эксципул**).

\*Иначе, гимениальный слой, поэтому диск обладает репродуктивной функцией.

**Апофалляция.** От греч. *аро* – *вдали* (отдельно), *phallos* – *пенис* и *-ia* – *условия*. Явление отгрызания пениса после копуляции, наблюдаемое у придорожных слизней-гермафродитов. Происходит, когда две особи не могут распутать свои причудливо заплетённые в процессе копуляции огромные пенисы.

**Апофермент.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали* (отдельно) и *фермент*. Белковая часть фермента, нуждающаяся в *коферменте* или *простетической группе\** (небелковой активной химической группе, участвующей в катализируемой реакции). Комплекс, состоящий из *апофермента* и *кофермента*, называется *голоферментом* (где греч. *holos* – *весь*), т. е. *полным ферментом*.

\*Простетическая группа – это кофермент, связанный с апоферментом постоянно. Если связь временная, то *кофермент* называется *косубстратом*. Простетическая группа может иметь различную химическую природу: от атомов металлов, до нуклеотидов. Гетеротрофные организмы, неспособные синтезировать многие коферменты, нуждаются в простетических группах, которые поступают в форме витаминов.

**Апоэритин.** От греч. *аро* – *над, сверху, вдали* (отдельно), *erythros* – *красный* и *protein* – *белок*. Белковый фактор слюны, оказывающий охранительное действие на витамин В<sub>12</sub> и тождественный фактору Кастла (“внутреннему фактору”) желудочного сока (см. **Фактор Кастла**).

**Аппарат Гольджи (АГ)\*.** Мембранные структуры клетки с изменчивой морфологией, обычно собранные вместе в небольшой зоне, чаще расположенные ближе к ядру, и встречающиеся во всех эукариотических клетках. Эта мембранная формация состоит из трёх типов структурных элементов: 1. Системы уплощённых двойных мембран (уплощённых цистерн) (соответствует диктиосомам беспозвоночных). 2. Системы маленьких пузырьков, отшнуровывающихся от концов уплощённых цистерн. 3. Крупных вакуолей, образующих структуру, называвшуюся ранее *вакуомом*. АГ обеспечивает сепарацию (сортировку), модификацию\*\* и накопление веществ, предназначенных для секреции (*зимогеновые гранулы*), а также накопление ферментов лизосом и формирование самих лизосом. Кроме того, в АГ происходит синтез

полисахаридов и образование мукопротеидов (протеогликанов – гликопротеидов и гликолипидов *гликокаликса*). Обобщённый вывод из изложенного – АГ осуществляет формирование некоторых продуктов жизнедеятельности клетки. Через АГ осуществляется три транспортных потока: лизосомный поток, поток постоянной секреции и поток регулируемой секреции. В целом, АГ является связующим звеном между мембранами эндоплазматического ретикулума и плазматической мембраной, и играет роль сортировочного пункта для компонентов, направляющихся в различные компартменты клетки (см. **Диктиосомы**). Синоним – “*комплекс Гольджи*”.

\*Назван в честь итальянского гистолога Камилло Гольджи, открывшего эту структуру в 1882–1885 гг. в виде сетчатого образования нервных клеток с помощью метода импрегнации нитратом серебра (см. **Импрегнация**). Он назвал эту структуру “*apparato reticulare interno*” – *внутренний сетчатый аппарат*. В 1906 г. К. Гольджи получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине. Подобные образования (формации), обнаруженные в других типах клеток, получили название *диктиосомы*.

\*\*Во внутреннем пространстве цистерн и пузырьков АГ “экспортируемые” белки химически изменяются. К ним могут присоединяться сахара (реакции гликозилирования) или сульфат (реакции сульфатирования), как это происходит, например, в слизистых клетках кишечного эпителия, или они могут проходить процессинг, как, например, при превращении проинсулина в инсулин (отщепление С-пептида) в  $\beta$ -клетках островков Лангерганса.

**Аппендикс.** От лат. *appendix* – *придаток, прибавление*. Червеобразный отросток слепой кишки – орган, обогащённый лимфоидной тканью и считавшийся в течение долгого времени *рудиментом*. В настоящее время накапливаются данные, показывающие, что *аппендикс* – это “природный заповедник”, или инкубатор полезных микроорганизмов, восстанавливающий нормальную микрофлору, в случае её утраты в результате кишечной инфекции (например, холеры), а у современных людей в результате приёма антибиотиков.

**Аппендикулярии.** От лат. *appendicula* – *небольшое прибавление* < *appendix* – *привесок, придаток*. Свободно плавающие морские животные из подтипа оболочников (*туникат*), сохраняющие в течение всей жизни хорду и образующие вокруг тела вместо туники студенистый “домик” (“футляр”). Аппендикулярии могут покидать свой “домик” и быстро (за 1 час) отстраивать другой.

**Аппендикулярий.** От лат. *appendicula* – *небольшое прибавление*. Кожный эпителий туникат (аппендикулярий), образующий наружу студенистый прозрачный “футляр”.

**Аппозиционный рост.** От лат. *appositio* – *наложение, прибавление*. Рост тканей путём наложения новых слоёв, т. е. рост, противоположный росту в длину, а если рассматривать растения, то их апикальному росту.

Хорошо известно, что у больных, страдавших кретинизмом, несмотря на их низкий рост, продолжался аппозиционный рост, в результате чего кретины выглядели грузными и рыхлыми\* (см. **Кретинизм**). Аппозиционный рост характерен также для клеточной *срединной пластинки* с превращением её в *первичную оболочку*.

\*В отличие от кретинов, при *нанизме* сохраняется изящество в фигуре (см. **Нанизм**).

**Аппозиция.** От лат. *appositio* – *прибавление*. Утолщение клеточной стенки у растений за счёт отложения молекул целлюлозы.

**Аппрессории.** От лат. *appressus* – *прижимать к себе* и *-ia* – *условия*. Тип всасывающей структуры у *микобионтов* лишайников, представляющий собой концевую часть гифы, которая упирается в клеточную стенку водоросли (*фикобионта*), не вдавливая и не повреждая её (см. **Гаустории**, **Импрессории**).

**Апраксия.** От греч. *apraxia* – *бездействие*. Моторная *апраксия* – нарушение способности к целенаправленным действиям (нарушение последовательности отдельных движений при выполнении сложных двигательных актов). Степень тяжести зависит от местоположения и размеров очага поражения головного мозга.

**Апротинин.** От греч. частицы отрицания *a*, *против* и *proteïn* – *белок*. Физиологический ингибитор нелизосомных сериновых протеаз. Содержится во многих органах млекопитающих. Получают из лёгких крупного рогатого скота.

**АП(АР)-эндонуклеазы.** От греч. *endon* – *внутри*. Нуклеазы, разрезающие цепь ДНК с образованием 5'-концов в *апуриновых* или *апиримидиновых* участках, откуда и получили своё название.

**Аптамеры.** От лат. *apto* – *прилаживать, устраивать, приводить в порядок* и греч. *meros* – *часть*. Специфические одноцепочечные олигонуклеотидные агенты (РНКовые или ДНКовые), способные связываться с белками (или молекулами-мишенями, используемыми для производства аналитических чипов). Аптамеры рассматриваются как специфические агенты терапевтического вмешательства, например, для прерывания циклов размножения вирусов (аптамеры связываются с белками вирусной оболочки, и тем самым, предотвращают самосборку вирусных частиц) (см. **Интрамеры**).

**Аптерии.** От греч. частицы отрицания *a* и *pteryx* – *перо*. Оголённые или прикрытые только пухом участки кожи летающих птиц (см. **Птерилии**). Предполагается, что наличие *аптерий*, свободных от жёстких очинных перьев\*, придают коже летающих птиц определённую подвижность (эластичность). У нелетающих птиц, например, пингвинов, *аптерий* нет и вся кожа покрыта мелкими упругими пёрышками, создающими хорошую термозащиту.

\*Нижняя часть пера, которая заострялась (очинялась, подрезалась наискосок) перочинным ножом в эпоху, когда писали гусиными перьями.

**Арабидопсис** (*Arabidopsis thaliana*). Русское название арабидопсиса *резушка Таля*, или *резуховидка Таля* – небольшое травянистое растение, похожее на горчицу – огородный сорняк из семейства крестоцветных – излюбленный объект (модельный вид) для биологов, работающих в области экспериментальной биологии и генетики растений. В оптимальных условиях арабидопсис развивается и живет всего один месяц, но при удалении цветков продолжительность жизни возрастает до 1 года. Геном *арабидопсиса* состоит из 120 млн. пар нуклеотидов, содержит 27 тысяч генов в 5-ти хромосомах и детерминирует синтез 11 тысяч белков\*. У *арабидопсиса* впервые обнаружены 2 белка, останавливающие рост семян (до 30 дней) при неблагоприятных условиях (например, при засухе) и возобновляющие его снова. Первый белок блокирует рост; он получил обозначение *ABI5*, а второй – *AFP*, связывая первый, возрождает растение к жизни снова. С помощью арабидопсиса удалось понять, как растения фиксируют в памяти окончание зимы и определяют время года по изменению продолжительности светового дня и повышению средней температуры, а также какие гены (генные локусы) контролируют процесс цветения\*\* (см. **Флориген, Яровизация**). У арабидопсиса обнаружен ген *ddm1*, кодирующий фермент DDM1 (decrease DNA methylation – *уменьшающий метилирование ДНК*), который отвечает за то, чтобы процесс метилирования транспозонов и геномных повторов не переходил на функциональные гены. Мутация гена *ddm1* открывает путь для свободного метилирования, в результате чего при самоопылении большая часть растений становятся уродливыми (карликовыми, с узенькими листьями)\*\*\* (см. **Транспозоны**).

\*Первый расшифрованный растительный геном, опубликованный в 2000 г. Для сравнения геном мягкой пшеницы *Triticum aestivum* состоит из 17 млрд. пар оснований (расшифрован в 2018 г.).

\*\*Арабидопсис – первое растение, которое удалось заставить зацвести в невесомости в условиях космического полёта.

\*\*\*Синдром карликовости (гиперметилирования) получил название “бонсай” (см. **Синдром бонсай**).

**Арабинан.** От *arabicus* – *аравийский* (арабский). Полисахарид *L*-арабинозы (*L-Ara* – пектин). Входит в состав растительных клеточных стенок.

**Арабиноза.** От *arabicus* – *аравийский* (арабский) и суффикса “оза”, указывающего на то, что это *сахар*. Пятиатомный сахар (*пентоза*), получивший вполне логичное название *арабиноза*, поскольку впервые был получен из *гуммиарабика* – углеводного полимера (полисахарида) (см. **Гуммиарабик**). Арабиноза встречается в растениях в свободном виде, но чаще содержится в виде высокомолекулярных полисахаридов *пентозанов*.

**Арахниды.** От греч. *arachne* – *паук* и *eidos* – *сходство, вид* (внешний). Паукообразные. Класс членистоногих животных, включающий пауков, сенокосцев, сольпуг, скорпионов и клещей.

**Арахноидальный.** От греч. *arachne*\* – *паук*, *eidos* – *сходство, вид*. Относящийся к паутинной оболочке головного мозга.

\*У Древних греков Арахна – нимфа, пряхшая из нитей, подобных туману, прозрачные, как воздух, ткани.

**Арахноидит.** От греч. *arachne* – *паук*, *eidos* – *сходство, вид* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление паутинной оболочки головного мозга.

**Арахнология.** От греч. *arachne* – *паук* и *logos* – *учение*. Раздел зоологии, изучающий паукообразных животных.

**Арбитриум.** От лат. *arbitrium* – *право выбора*. Небольшой вирусный белок, который высвобождается из разрушающихся бактерий *Vacillus subtilis* в результате окончания литической фазы развития паразитирующих на них бактериофагов ϕi3T. Обнаружено, что при повышении уровня белка в культуральной среде после массовой гибели бактериальных клеток бактериофаг переходит в лизогенную стадию развития и его геном интегрируется в геном бактериальной клетки (см. **Лизогения, Умеренные фаги, Бактериофаги, Литическая инфекция**). *Арбитриум* – молекула, запускающая смену поведения вируса и обеспечивающая коммуникацию между вирусами очень похожую на *чувство кворума* у бактерий (см. “**Кворум-сенсинг**”, **Чувство кворума**).

Открытие первой системы коммуникации у вирусов было сделано в 2016 г. израильскими микробиологами-генетиками под руководством Ротема Сорека (Rotem Sorek, Nature News).

**Арбовирусы.** Аббревиатура от англ. **arthropode-borne viruses** – *вирусы, переносимые членистоногими*, где *borne* (*bear*) – *нести, переносить*. Образуют самую многочисленную группу из известных вирусов позвоночных животных. Их биологический цикл связан как с членистоногими, так и с позвоночными. Относятся к группе РНК-содержащих вирусов (семейство *тогавирусов*), передающихся позвоночным животным кровососущими членистоногими (блохами, клещами и комарами). Из почти 300 типов арбовирусов, около 80-ти патогенны для человека (могут вызывать геморрагические лихорадки, например, жёлтую лихорадку). Арбовирусы антигенной группы А относятся к роду альфавирусов (*Alphavirus*)\*. Арбовирусы антигенной группы В называются также флавивирусами (*Flavivirus*) (см. **Тогавирусы, Флавивирусы**).

\*Являются возбудителями заболеваний человека. К ним относятся: вирус Чикунгунья, вирус О’Ньонг-Ньонг, вирус Росс-Ривер, вирус Майаро, вирус венесуэльского энцефалита лошадей и др. альфавирусы семейства Тогавирусов.

**Арборетум.** От лат. *arboretum* (*arbustum*) – *древесные насаждения* < *arbor* (*arboris*) – *дерево*. Дендрарий.

**Арборизация.** От лат. *arbor* (*arboris*) – *дерево*. Ветвление, разветвление биологических структур. Например, конечное ветвление

нервных волокон и кровеносных сосудов. Синоним – *раификация* (от лат. *ramus* – *ветвь, дерево*).

**Арборициды.** От лат. *arbor* (*arboris*) – *дерево* и *caedere* – *убивать*. Химические соединения, убивающие древесную и кустарниковую растительность.

**Аргентофилия.** От лат. *argentum* – *серебро* и греч. *phileō*(a) – *склонность*. Способность белков связывать серебро. Обусловлена наличием в молекулах белков сульфгидрильных групп и дисульфидных связей. К аргентофильным белкам относятся РНК-полимераза I, нуклеолин, нуклеофозин.

**Аргиллофилы.** От греч. *argillos* – *глина* и *philia* – *склонность*. Организмы, обитающие на глинистых грунтах.

**Ареал.** От лат. *area* – *свободное место, открытая площадь, пространство*. Пространство, в пределах которого встречается или проходит цикл своего развития и становления биологический вид (*ареал вида* – территория, на которой обитают представители данного вида).

**Аренавирусы.** От лат. *arena* – *песок* и *virus* – *яд*. Семейство РНК-содержащих вирусов *Arenaviridae*. Вирионы содержат плеоморфную фосфолипидсодержащую оболочку, несущую поверхностные выступы (пики), в которую заключены два спиральных нуклеокапсида, а также рибосомные частицы\*. Средний диаметр вирионов 110–130 нм. Геном состоит из двух линейных или кольцевых одноцепочечных антисмысловых (негативных) молекул РНК с суммарной массой  $(3,2–4,8) \times 10^6$  Да, кодирующих три главных полипептида, включая поверхностный гликопротеид, нуклеокапсидный белок и фермент транскриптазу. Репликация и сборка вирусов происходят в цитоплазме клеток-хозяев, а освобождение зрелых частиц – путём отпочковывания. К аренавирусам относятся вирус лимфоцитарного хориоменингита и особо опасные для человека патогенные агенты\*\*, вызывающие геморрагические лихорадки, вирусы Ласса (Нигерийский вирус), Мачупо (Боливийский вирус), Хунин, или Жуниин (Аргентина) и Сабиа (Бразилия) (см. **Вирусные геморрагические лихорадки**). Заражение аренавирусами людей обычно происходит при контакте с экскрементами грызунов, носителей вирусов.

\*В названии отражена структурная особенность вирусов, видимая в электронный микроскоп – наличие на их поверхности похожих на песчинки частиц – рибосом.

\*\*Вирусы Сабиа, Хунин и Мачупо входят в патогенную группу вируса *Takaribe*, впервые выделенного у летучих мышей и комаров в 1956 г., обитающих на карибском острове Тринидад. В 2014 г. было обнаружено, что аренавирус *Tascaribe* паразитирует также и на звёздчатых клещах (*Amblyomma americanum*), обитающих на юго-востоке США (Флорида). Это открытие явилось полной неожиданностью для учёных. Отсюда следует, что круг организмов, в которых циркулируют эти вирусы в природе, может быть расширен.

**Ареола (ареолы).** От лат. *areola* – *небольшая площадь* < *area* – *область* (англ. *a courtyard* – *ограниченная поверхность*). 1. В анатомии – небольшая область поверхности органа. 2. Пигментированный или красноватый кружок вокруг грудного соска. Усеян небольшими бугорками (выступами), расположенными над подлежащими чувствительными рецепторами (см. **Монтгомеры**). 3. Межклеточное пространство в рыхлой (неоформленной) соединительной ткани. 4. В дерматологии – область, окружающая папулы, пустулы, волдыри или кожные новообразования. 5. В ботанике – отдельные фрагменты таллома накипных лишайников, разделённые трещинами. Ареолы характерны для *ареолированных* слоёвищ, образующихся только на камнях (эндолитных лишайников).

**Ариллоид.** От позднелат. *arillus* – *мантия* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Ложный ариллус (разросшийся наружный интегумент).

**Ариллус.** От позднелат. *arillus* – *мантия*. Мясистое образование (вырост) вокруг семени у некоторых эндозоохорных растений, происхождение которого не связано с семязачатком. Например, кувшинка имеет мясистый губчатый *ариллус* (см. **Зоохория**). Синоним – *присемянник*.

**Аритмии.** От греч. *arrhythmia* – *отсутствие ритма*. В буквальном смысле, неравномерная работа сердца. В настоящее время выделено множество форм аритмий. К ним относят тахикардию, брадикардию, мерцательные аритмии, например, угрожающую жизни фибрилляцию желудочков, различные формы экстрасистол (наджелудочковые, желудочковые и даже венозные\*), а также синкопальные состояния (выпадения ритма). К аритмиям могут приводить нарушения в электролитном обмене, ишемические состояния миокарда, рубцовые образования миокарда, приводящие к блокаде проведения импульсов, эмоциональные стрессы (выбросы гормонов, в первую очередь, катехоламинов). Хорошо известно, что каждый год отмирает 1% кардиомиоцитов, которые замещаются соединительной тканью. Это создаёт условия для возникновения нарушений в системе проведения сердца. Особую форму составляют различные *каналопатии*, связанные с мутациями в генах, кодирующих белки ионных каналов. Эти аритмии проявляются уже у детей.

Нормальный ритм работы сердца задаётся синусным узлом (пейсмекером первого порядка) и составляет 60–78 ударов в покое.

\*Очаги аритмии возникают в венозных муфтах и могут разряжаться до 1 тысячи импульсов в минуту (муфты по тем или иным причинам перерастягиваются и дают фибрилляцию).

**Аристолохиевая кислота.** От англ. (лат.) *arista* – *ость* и фр. *lochos* < греч. *lochios* – *роды*. Сильный природный мутаген. Содержится в сорном ядовитом растении аристолохии\* (*Aristolochia clematis*)\*\*, известном как *кирказон ломоносовидный*, или *филиник*. Вызывает мутации, в том числе специфические мутации в гене *TP53*, кодирующий белок-опухолевый супрессор *P53*. Семена аристолохии, попадающие в урожаи пшеницы

на Балканах и контаминирующие муку при помоле зерна, являются причиной распространённого в Сербии и Хорватии тяжёлого поражения почек (балканской эндемичной нефропатии).

\*Растение издавна считалось лекарственным и использовалось в повивальном деле для облегчения отхода последа (плаценты).

\*\*Бот. Clematis – *ломонос*.

**Аристотелев фонарь\***. Название, данное очень сложному жевательному (челюстному) аппарату морских ежей. В общем виде состоит из 25 известковых пластин, соединённых между собой связками и мышцами. Основу аппарата составляют пять долотовидных\*\* пирамидок (челюстей), каждая из которых содержит внутри длинный зуб\*\*\*, свободно перемещающийся вдоль оси пирамидки по специальному жёлобу. Пирамидки связаны между собой сложной системой известковых пластин, называемых скобки, дужки, эпифизы, объединённых в единую функциональную систему. Весь Аристотелев фонарь подвижно соединён с ушками панциря, получившими название *аурикулы* (см. **Аурикулы**).

\*Древнегреческий учёный Аристотель (384–322 до н. э.) впервые описал эту анатомическую структуру и сравнил её форму с греческим светильником.

\*\*Долото (долбило) – столярный и плотницкий инструмент для долбления древесины, а также хирургический инструмент для долбления кости.

\*\*\*Оральный конец зуба легко соскабливает с поверхности подводных камней водоросли и другую мелкую живность.

**Армированные клетки**. От лат. arma – *оружие, вооружение*. Стимулированные антигенами лимфоциты, способные выполнять свои функции.

**Арогенез**. От греч. airo – *поднимаю* и genesis – *происхождение* (см. **Ароморфоз**).

**Ароматаза**. От греч. arōma (arōmatos) – *душистое вещество* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. 1. Фермент, участвующий в образовании женского полового гормона *эстрадиола*, путём образования *ароматического кольца*, которое возникает в А-кольце молекулы тестостерона при удалении ангулярной (угловой) метильной группы, расположенной между А и В кольцами. В результате эстрадиол, в отличие от тестостерона, представляет собой не C<sub>19</sub>-, а C<sub>18</sub>-стероид. Показано, что *активность ароматазы повышается в присутствии алкоголя\** (этанола) и гербицида *атразина* (см. **Атразин**). 2. Ароматаза растений участвует в синтезе фенольных соединений (превращает префеновую кетокислоту в фенилпиروвиноградную кислоту).

\*Именно поэтому алкоголь при длительном употреблении приводит к развитию гормонально-зависимых форм рака молочной железы, что говорит о *канцерогенном действии* алкоголя! В начале января 2018 г. в журнале *Nature* группа профессора Патела (Ketan Patel) из Кембриджа опубликовала данные, показывающие, что токсичный продукт обмена

этанол – *ацетальдегид* вызывает разрывы в двойной цепи ДНК в стволовых клетках крови у мышей, репарация которых (восстановление непрерывности молекул ДНК) приводит к делециям и транслокациям в ДНК. Это говорит о том, что употребление алкоголя может приводить к хромосомным перестройкам в стволовых клетках, а следовательно, и к развитию определённых форм рака у людей в таких чувствительных органах как молочные железы, желудок и печень.

**Ароморфоз.** От греч. *aigo* – *поднимаю* и *morphosis* – *образец* (*morphe* – *форма*). Процесс возникновения в ходе эволюции признаков, которые резко повышают уровень сложности организации и функций живых организмов\*. Ароморфоз способствует повышению жизнедеятельности и приспособляемости организмов к условиям среды (биологическому или морфофизиологическому прогрессу). Ароморфоз предоставляет организмам новые возможности для расширения среды обитания. Классический пример ароморфоза – появление четырёхкамерного сердца у рептилиеподобных предков млекопитающих, а также возникновение тимуса. Синонимы – *морфофизиологический прогресс*, *арогенез*.

\*Теория **ароморфоза**, объясняющая с позиций дарвинизма важнейший путь эволюционного развития, была создана в 1925 г. советским биологом А. Н. Северцовым (1866–1936).

**Арреноидия.** От греч. *arrhen* – *мужской*, *eidos* – *сходство, вид* и *-ia* – *условия*. Появление у самки половых признаков самца (встречается у птиц).

**Аррентокия.** От греч. *arrhen* – *мужской*, *tokos* – *роды* (потомство) и *-ia* – *условия*. Процесс размножения, при котором рождаются (развиваются) только самцы. Особая форма партеногенеза, наблюдающаяся у некоторых насекомых, например, у пчёл, когда из неоплодотворённых (гаплоидных) яиц развиваются только самцы (трутни). Самцы муравьёв также развиваются из гаплоидных яиц\* (см. **Телитокия**).

\*У самцов муравьёв вида *Myrmecia pilosula* всего одна хромосома ( $n = 1$ ); у рабочих самок  $n = 2$ .

**Аррестин.** От англ. *arrest* – *задержание, приостановка* и *protein* – *белок* (от фр. *proteine* < греч. *protos* – *первый*). Белок, участвующий в процессе десенситизации  $\beta$ -адренергических рецепторов при непрерывном воздействии адреналина на клетку. Связывание аррестина с внутриклеточным доменом (С-концом) рецептора препятствует взаимодействию рецептора с G-белком и обрывает сигнал, а также способствует секвестрации рецептора (см. **Секвестрация рецепторов**). Синонимы –  *$\beta$ -аррестин*, ( *$\beta$ arr*), *аррестин-2*.

**Арсеникоз.** От лат. *arsenicum* – *мышьяк* и греч. *-osis* – *состояние*. Хроническое отравление мышьяком. Инвалидизирующее заболевание, тяжесть течения которого зависит от потребляемой дозы мышьяка (чаще с водой), проявляющееся на первом этапе *меланозом* и *кератозом*, затем на втором этапе развивается *лейкомеланоз* и *гиперкератоз* (ладони

и ступни покрываются кровотокающими трещинами) и на третьей стадии возникают комбинированные опухолевые заболевания.

**Арталин.** От греч. artos – хлеб. Один из запасных белков пшеничной клейковины, в состав которой также входят глиадин и глутенин. Эти белки содержатся в эндосперме пшеничного зерна.

**Артемизинин (артемизин).** От лат. artemisia\* – полынь. Алкалоид однолетней полыни; подавляет развитие плазмодиев всех видов. Используется как противомаларийное средство\*\*. Из экстрактов полыни, произрастающей в Каркаралинском предгорье (Караганда), получен также противораковый препарат *арглабин*.

В 2015 г. 85-летняя китаянка Ю.-ю Ту (Yuоуо Tu) получила, совместно с американским и японским исследователями (см. **Онхоцеркоз**), Нобелевскую премию за открытие, сделанное ещё в годы “Культурной революции” в Китае (1966–1976 гг.), антималярийного средства *артемизина*, выделенного из полыни (*Artemisia*). Артемизин поражает плазмодиев, устойчивых к хинину и хлорхинину (см. **Малярия**).

\***Артемизия (лат. artemisia** от имени древнегреческой богини **Артемиды**). Многолетнее или однолетнее травянистое эфирноносное растение семейства сложноцветных, обладающее горьким запахом и вкусом. Так называемая *цитварная полынь* содержит *сантонин*, который вызывает растворение камней (конкреций) в почках (см. **Сантонин**). Полынь также содержит ядовитое соединение *туйон*, которое входит в состав французского абсента (от фр. absinthe < лат. < греч. absinthium – *полынь, горечь*). Особый вид средиземноморской полыни – *эстрагон* или полынь эстрагоновая (*Artemisia dracunculus*), используется как пряность (пряная культура), а также для приготовления одноимённого напитка\*\*\*.

\*\*Отвары однолетней полыни издавна используются в народной медицине для лечения малярии. Для лечения малярии использовали также модифицированный краситель метиленовый синий.

\*\*\*От фр. estragon < исп. estrado < араб. Tarhun (поэтому в Закавказье её также называют *тархун*).

**Артериальная гипертензия.** От греч. hyper – *сверх, выше* и tonos – *напряжение*. Повышенное давление (АД более 139/89 мм. рт. ст.)\* в артериях большого и малого круга кровообращения, вызванное сужением просвета сосудов (повышением их тонуса; главным образом, небольших артерий и артериол)\*\*. Сужение просвета микрососудов нарушает нормальное кровоснабжение органов и тканей и приводит к их ишемии (гипоксии), что в конце концов может привести к массовой гибели клеток (инфаркту или ишемическому инсульту). Артериальная гипертензия относится к мультифакториальным заболеваниям с наследственной отягощённостью, но на самом деле более чем в 90 % случаев (кроме явной почечной гипертензии) её причины неясны, т. е. это *эссенциальное* (в смысле, беспричинное) заболевание. Важнейшим фактором риска является также избыточный вес. При гипертензии нарушается работа механизмов, снижающих тонус сосудистой стенки

и связанных с образованием в клетках эндотелия факторов релаксации (факторов вазодилатации) – *оксида азота, брадикинина, ацетилхолина*, но главная причина – снижение уровня CO<sub>2</sub> в крови\*\*\*. Поскольку гипертензия чаще развивается у мужчин, определённую роль в развитии заболевания отводят андрогенам. Экспериментально показано, что “снятие” фона андрогенов у животных приводит к нормализации давления. В то же время у человека на фоне хронически протекающей гипертензии снижается продукция андрогенов (тестостерона). Синонимы – *гипертоническая болезнь, гипертензия*.

Следует отметить, что широко распространённый термин “гипертония” употреблять не следует, поскольку он означает *повышенный тонус сосудов* (см. **Гипертония**). И, наконец, главное – гипертоническая болезнь, увы, пока не лечится, а использование препаратов, снижающих артериальное давление, – это в чистом виде паллиатив, дающий временное облегчение, и только!

\*Так называемая норма (АД 120/80 мм. рт. ст.) на самом деле представляется почти мифической величиной, поскольку уровень давления определяются потребностями головного мозга в кровоснабжении, существующими в данный момент времени, и потому может колебаться. Нормальным следует считать ту величину АД, которая *обычна* для конкретного индивидуума и к которой он адаптирован.

\*\*Артериальное давление – сложно регулируемый показатель, который зависит от систолического выброса, от минутного объёма крови и от тонуса стенок сосудов, который определяет так называемое общее периферическое сопротивление (ОПС).

\*\*\*Считается, что *постоянное* снижение уровня (ниже 5 %) содержания углекислого газа в крови (гипокапния) и есть физиологическая причина *постоянного* спазма мелких артерий и артериол (т. е. причина сосредоточена в гладкомышечных клетках сосудистых стенок).

**Артерии.** От греч. *arteria* – *дыхательное горло\**, *артерия*. Кровеносные сосуды, отходящие у всех животных от желудочка (в случае трёхкамерного сердца) или желудочков сердца. В малом круге кровообращения они несут венозную кровь, а в большом круге – артериальную.

\*Изначально древние греки думали, что артерии – это каналы для воздуха.

**Артефакт.** От лат. *artefactum* – *искусственно сделанное*, где *arte* < *artis* (*ars*) – *ремесло, занятие, искусство* и *factum* – *обработанный, образованный*. В экспериментальной биологии – структура, вызванная какой-либо обработкой объекта исследования.

**Артробранхий.** От греч. *arthron* – *сустав* и лат., образованное от греч., *branchiae* (*branchiarum*) – *жабры*. Анатомическая жаберная структура ходильных ног и ногочелюстей у ракообразных, например, у речного рака *Astacus astacus* (см. **Подобранхий**).

**Артроподин.** От греч. arthron – *сустав*, podos (pes) – *нога* и protein – *белок*. Белок протокутикулы – компонент экзоскелета членистоногих, связанный с хитином. Ещё один компонент кутикулы членистоногих – белок *резилин\**, повышающий её эластичность.

\*Благодаря резилину, способному накапливать напряжение, обыкновенные блохи совершают прыжки, превышающие линейные размеры их тела в 200 раз (при этом возникающее ускорение производит перегрузку равную 100 g!). Это равносильно тому, что человек мог бы прыгнуть на высоту Эйфелевой башни.

**Артроподы.** От греч. arthron – *сустав* и podos (pes) – *нога*. Членистоногие. Самый крупный тип животных (более миллиона из описанных видов составляют только одни насекомые), включающий вымерших трилобитов, ныне живущих хелицерных (клещи, пауки, скорпионы), многоножек и насекомых. Все представители типа имеют твёрдый наружный хитиновый скелет, тело разделено на сегменты (у различных групп разные по числу и по относительным размерам). Центральная нервная система занимает вентральное (брюшное) положение.

**Артроспоры.** От греч. arthron – *сустав* и spora – *семя*. Споры грибов, образующиеся при распаде гифов (мицелия) на отдельные тонкостенные клетки. Синоним – *оидии* (см. **Оидии**).

**Архантропы.** От греч. archaios – *древний* (arche – *начало*) и anthropos – *человек*. Древние ископаемые люди.

**Архегонии.** От греч. arche – *начало* и gone – *рождение*. Женские многоклеточные органы полового размножения (гаметангии) у аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений. В архегониях развивается одна крупная неподвижная яйцеклетка (см. **Антеридии, Гаметангии**).

**Археи.** От греч. arche – *начало*. Группа микроорганизмов первоначально известная, как *архебактерии*. Археи относятся к “живым ископаемым” микроорганизмам, преимущественно обитающим в экстремальных условиях – горячих серных источниках, вулканических гейзерах, глубоководных гидротермальных выходах (вентях) на дне океанов, а также в других малопригодных для жизни, условиях. Археи в отличие от некоторых бактерий, содержат только одну кольцевую “хромосому” (одномолекулярный нуклеоид). Современные археи, например, *Halobacterium salinarum* безусловно, отличаются от эубактерий, а также от древнейших архебактерий, которые многими рассматриваются как родоначальники “эволюционного древа”. В 1977 г. американские учёные Вёзе и Фокс\* на основе сравнительного анализа последовательностей 16S и 18S рибосомных РНК установили, что эти микроорганизмы не являются бактериями, в их истинном смысле, а относятся к новой форме, третьему домену жизни, наряду с бактериями и эукариотами. Поэтому с 1990 г. их стали называть *археями* (см. **Домен, Прогенот**). Кроме того, клеточные стенки архей, в отличие от стенок

бактерий, построены из псевдомуреина, белков-гликопротеинов и сахаров, образующих поверхностный чехол (капсулу). Поверхность клеток и жгутики некоторых архей, в отличие от эубактерий, состоят из гликопротеинов, для которых характерно присутствие сульфатных групп в углеводном компоненте. Кроме того, археи, как и эукариоты, в синтезе гликопротеинов используют изопреноид *долихол*\*\*, который отсутствует у истинных бактерий. Археи также содержат уникальные мембранные длинноцепочечные (32 атома углерода) липиды с двумя концевыми “головками”. Открытие архей продвинуло наши представления об истории жизни и эволюции эукариотических клеток. Сначала археи были открыты в средах с экстремальными для жизни условиями – очень солёных или очень горячих. А затем были выделены и из осадков пресных водоёмов, почв, вод холодных морей, а также из пищеварительного тракта животных. Многие виды архей обладают уникальным метаболизмом, например, способны к фотосинтезу с помощью интегрального мембранного белка *бактериородопсина* и используют CO<sub>2</sub>, как единственный источник углерода.

\*Под руководством Карла Вёзе (Carl Woese).

\*\*При синтезе гликопротеинов в системе гранулярного ЭПР, по мере транслокации полипептидной цепи внутрь люмена ЭПР, готовые олигосахаридные комплексы переносятся с долихола на остатки аспарагина с помощью специальной интегральной трансферазы (см. *Долихолы*).

**Археоциты.** От греч. arche – *начало* (archaios – *древний*) и kytos – *клетка*. Амёбоидные клетки губок и гидроидных полипов (а также первичных многоклеточных животных), обладающие свойствами эмбриональных клеток. Обеспечивают процессы репаративной регенерации. Считается, что различные субпопуляции лимфоцитов в процессе эволюции произошли от археоцитов. Синоним – *блуждающие амёбоциты*.

**Археспориальная клетка.** От греч. arche – *начало* и spora – *семя*. Крупная клетка, располагающаяся внутри нуцеллуса (*мегаспорангия* или *семязачатка*) в женских стробилах-шишках (жёстких мегастробилах), которая двукратно делится, а из образующихся четырёх клеток три отмирают. Оставшаяся клетка увеличивается в размерах и превращается в мегаспору.

**Археэнтерон.** От греч. arche – *начало* (archaios – *древний*) и enteron – *кишки*. Полость первичной кишки, формирующейся у зародыша на стадии гастрюлы.

**Архикарп.** От греч. arche (archi) – *начало* и karpos – *плод*. Женский половой орган у высших грибов.

**Архинефрический проток.** От греч. arche – *начало* и nephros – *почка*. Общий выводной проток в наиболее просто устроенных туловищных почках у личинок миксин (круглоротых). Его также называют *мезонефрическим* протоком или, по эмбриологическому происхождению,

*протонефрическим\** протоком. Кроме того, этот проток называют по имени автора, впервые описавшего его, *вольфовым* протоком (*ductus Wolfi*)\*\* (см. **Голонефрос, Мезонефрос, Описонефрос**).

\*От греч. *protos* – *первый* и *nephros* – *почка*.

\*\*Из вольфова протока в процессе эмбрионального развития мужского плода происходит закладка семенных пузырьков, семявыносящего протока и части придатка яичка.

**Архипаллиум.** От греч. *arche* – *начало* и лат. *pallium* – *плащ головного мозга* (анатомическая структура – настоящий *мозговой свод*, впервые возникающий у земноводных).

**АСБ (АВР)\*.** Актин-связывающий димерный белок (М.м. 92 kDa), содержащий домены кальпонинового типа и вызывающий желатинизацию (гелеобразование) цитоплазмы, как в присутствии ионов  $Ca^{2+}$ , так и без них, которую, в свою очередь, тормозит другой белок, *гельзолин*, но только в присутствии ионов  $Ca^{2+}$ . Характерен для псевдоподий.

\*АВР – *actin binding protein*.

**Асбестоз.** Профессиональная патология, встречающаяся у людей, работающих с асбестом (или живущих близко от рудников и перерабатывающих асбест фабрик). Асбестоз часто обуславливает развитие бронхиального рака (бронхиальной карциномы) и очень редкой\* опухоли *мезотелиомы*, требующей длительного периода индукции (до 40 лет) (см. **Инфламмосома**).

\*Потому и редкой, что многие не доживают до клинического проявления болезни.

**Асептический.** От греч. частицы отрицания *a* и *sepsis* – *гниение*.  
1. Соответствующий требованиям *асептики* или относящийся к ней.  
2. Обеззараженный с помощью методов асептики (кипячения, автоклавирования, обработки бактерицидными средствами и т.д.).  
3. Не связанный с инфекцией, например, *асептический некроз* – некроз, возникающий без признаков инфекции (в частности, некроз костной ткани).

**Асимметричное деление.** От греч. *asymmetria* – *несоразмерность* (неравнозначное деление). Митотическое деление клетки, при котором возникают две неравнозначные по размеру или дифференцировочному потенциалу дочерние клетки. Если это стволовые клетки, то во втором случае одна дочерняя клетка остаётся по своему статусу *стволовой*, а другая под воздействием сигналов микроокружения коммитируется к дифференцировке в то или иное направление.

**Асимметрия мозга.** От греч. *asymmetria* – *несоразмерность*. Различают функциональную и химическую асимметрию, характерную для разных полушарий мозга человека\*. В процессе онтогенеза оба полушария развиваются неодинаково, и различные области мозга растут неравномерно. Так у ребёнка вначале наиболее быстро растут затылочные области, а позднее – височные. Если по каким-то причинам страдает одно полушарие, то в другом сохраняются клетки, которые при формировании

конечной структуры мозга должны были погибнуть. Так могут создаваться предпосылки для одарённости. Химическая асимметрия может проявляться через развитие патологических процессов в ткани головного мозга. Показано, что при одностороннем инсульте в спинномозговой жидкости появляются пептиды, несущие информацию о месте поражения. Если ликвор от больного с правосторонним поражением мозга ввести экспериментальному животному, то у того разовьётся поражение правой половины мозга.

\*Асимметрия мозга у дельфинов выражена ещё сильнее. Собственно обе половины мозга у них функционируют почти самостоятельно (можно сказать, что у дельфинов два отдельных мозга), вследствие чего дельфины никогда не спят (или спят не больше 15 минут в сутки), поскольку обе половины мозга “отдыхают” попеременно (однополушарный сон\*\*). В их мозгу есть группы клеток, посылающие в другую половину мозга сигналы, означающие, что пора “включиться”. У человека эти клетки выступают в роли своеобразного фильтра, отсекающего повторяющуюся и потерявшую актуальность информацию. Мозгом, подобным дельфиньему, обладает американец Ким Пит (журналисты прозвали его “Кимпьютером”). Ким Пит, у которого с помощью методов томографии обнаружили отсутствие межполушарной комиссуры (“мозолистого тела” – *corpus callosum*), прославился феноменальной памятью и неординарными вычислительными способностями, при выраженной социальной дезадаптации.

\*\*Считается, что однополушарный сон свойственен также всем диким птицам.

**Аска.** От греч. askos (asks) – мешок, бурдюк, “мех”. Буквально, сумка – орган размножения у грибов аскомицетов, несущий споры. Представляет собой особую клетку, в которой развиваются споры.

**Асклепий.** См. Эскулап.

**Аскогон.** От греч. askos – мешок и gone – семя. Расширенная (нижняя) часть *архикарна* у асковых (высших) грибов (см. **Архикарп**, **Трихогина**).

**Аскомицеты.** От греч. askos – мешок и mykes (myketos) – гриб. Сумчатые грибы, бесполое размножение которых происходит при помощи спор, развивающихся в асках.

**Аскорбиновая кислота.** От греч. частицы отрицания *a* и старославян. названия цинги *скорбут*\* (что означает “изъязвленный рот”).  $\gamma$ -Лактон 2,3-дегидрогулоновой кислоты. Водорастворимый витамин, участвующий во многих метаболических процессах, таких как регуляция окислительно-восстановительных реакций, регуляция углеводного обмена и образование коллагена (выступает в качестве кофактора *пролингидроксилазы* при синтезе коллагена). Антицинготный витамин и восстанавливающий агент (антиоксидант). Суточная потребность человека в аскорбиновой кислоте индивидуальна\*\*, но в среднем составляет 60–80 мг (стакан апельсинового сока).

Аскорбиновая кислота снижает клинический эффект гепарина и непрямых антикоагулянтов, поэтому передозировка её при склонности организма к гиперкоагуляции и тромбозам опасна для жизни (см. **Цинга**). Содержится в сырых овощах и фруктах (7 различных природных вариантов). Синоним – *витамин С\*\*\**. Следует знать, что антивитамин-С-активностью обладают *кофеин* и *аспирин*. Неспособность человека, приматов и морских свинок синтезировать аскорбиновую кислоту связана с “поломкой” гена GULO, кодирующего фермент глюконо-лактон-оксидазу. Этот ген в нашем геноме присутствует в виде неработающего псевдогена GULO (см. **Псевдогены**).

Аскорбиновая кислота, принимаемая беременной женщиной в избыточных количествах, способна повреждать развивающийся плод и повышает риск преждевременных родов\*\*. Кроме того, у плода наступает привыкание к высоким дозам витамина С и после рождения у ребёнка возникают симптомы дефицита аскорбиновой кислоты. Возрастает также восприимчивость к инфекциям.

Следует заметить, что аскорбиновая кислота не является витамином для мышей и крыс, поскольку синтезируется в их организме.

\*Хронической формой скорбута страдал русский царь Федор III (Фёдор Алексеевич Романов, проживший всего 21 год).

\*\*С метаболизмом витамина С связаны гены SLC23A1 и SLC23A2, кодирующие натрий-зависимый (sodium-dependent) транспортёр витамина С, различные варианты которые влияют на уровень витамина С в крови вне зависимости от поступления его с пищей.

\*\*\*Это название также произошло от первой буквы слова “скорбут”. Открытие аскорбиновой кислоты принадлежит американскому биохимику, по национальности венгру, лауреату Нобелевской премии 1937 г. Альберту Сент-Дьёрдьи.

**Аскорбат.** Соли аскорбиновой кислоты, а также её остаток, входящий в состав сложных эфиров.

**Аспаргат.** От лат. asparagus – *спаржа*. Кислая протеиногенная моноаминодикарбоновая кислота (содержит карбоксильную группу в боковой цепи). Участвует в образовании пиримидиновых оснований (ключевой фермент биосинтеза пиримидина – *аспаргат-карбамоилтрансфераза*, АКТ-аза). В ЦНС играет роль нейромедиатора. Синонимы – *аспарагиновая кислота* (Asp), *L-аминоянтарная кислота* ( $\alpha$ -аминосукцинат).

**Аспирация.** От лат. aspiratio – *вдыхание*. 1. Отсасывание жидкостей из ран. 2. Попадание инородных предметов в дыхательное горло. 3. Процесс посмертного инфицирования лёгких.

**Аспирин.** От *ацетил* (“а”) и греч. spira – *изгиб, извив* (изгибающийся прут – *ива* (верба)\*). Ацетилсалициловая кислота\*\* (АСК) – самое распространённое нестероидное противовоспалительное, анальгизирующее и жаропонижающее средство. Обладает также антиагрегатным действием (предотвращает агрегацию тромбоцитов,

необратимо ингибируя *простагландин Н-синтазу*, обладающую свойствами *циклооксигеназы* (ЦОГ-1) и *пероксидазы*) и, тем самым, подавляет синтез предшественника *тромбоксанов* (в частности, тромбоксана  $A_2$ ), *простагландинов* и *простацikliнов* (см. **Тучные клетки, Диапедез**). Ингибирование происходит путём ацилирования остатка серина вблизи активного центра фермента, что препятствует доступу субстрата к нему.

На основании клинических данных известно, что у больных ревматоидным артритом, получавших аспирин как противовоспалительно средство, редко встречаются инфаркты миокарда, поэтому в последние годы препараты аспирина, например, кардиомагнил\*\*\*, стали рекомендовать как средство против тромботических заболеваний\*\*\*\*. Важно также отметить, что аспирин снижает экскрецию и реабсорбцию мочевой кислоты (уратов) в почках\*\*\*\*. И, наконец, следует помнить, что аспирин обладает активностью антивитамина С.

\*Белая ива – растение, из коры которого впервые была выделена *салициловая кислота*. Существуют и другие варианты объяснения происхождения слова *аспирин*: 1. От названия видов таволги, или лабазника (*Filipendula*) родов *спирея* (*Spiraea*), из которых добывали салицилаты. 2. От греч. *asperum* – *несущий шипы* (речь идёт о малине). В разных частях растения малины, в том числе и в ягодах, содержится аспирин. Поэтому малиновое варенье издавна используется в народной медицине как жаропонижающее средство. Много салицилатов также в коре ольхи, отвары которой использовались для снижения температуры и лечения подагры.

\*\*Название произведено от латинского названия ивы *Salix* (семейство *Salicaceae*). Впервые аспирин синтезировал в 1860 г. французский химик Шарль Фредерик Жерар (Герхард), а в 1893 г. немецкий химик Фредерик Хофман разработал технологию производства ацетилсалициловой кислоты.

\*\*\*В состав входит гидроксид магния, который защищает слизистую оболочку желудка от повреждающего воздействия аспирина.

\*\*\*\*Появляются также данные, говорящие о том, что регулярный приём аспирина приводит к развитию синдрома Рея, характеризующегося поражением мозга, из-за накопления мочевины, а о повреждениях слизистой желудка и внезапных внутренних кровотечениях известно уже давно (см. **Мукоиды**).

**Ассектаторы.** От лат. *assectator* – *почтительно следующий, верный спутник*. Не господствующие, но постоянные виды растений в растительных сообществах (см. **Эдификаторы**).

**Ассемблер.** От англ. *assemble* – *собирать, монтировать*. Широкомасштабная компьютерная программа сборки генома, обслуживающая высокоавтоматизированные фабрики секвенирования геномов. Впервые использовалась биотехнологической фирмой *Celera*

*Genomics* сначала для секвенирования генома плодовой мушки *Drosophila melanogaster*, а затем в 2000 г. для сборки генома человека.

**Ассимиляция\***. От лат. *assimilatio* – *уподобление, усвоение*. Усвоение питательных веществ, превращение чужеродных веществ в компоненты собственного организма. Различают *автотрофную* и *гетеротрофную* ассимиляцию. Автотрофная ассимиляция (“первичная продукция” органики из неорганических веществ) характерна для зелёных растений, а также фото- и хемосинтетических микроорганизмов. Гетеротрофная ассимиляция сводится в основном к процессам перестройки органических молекул, и она неразрывно связана с процессами *диссимиляции*, дающими энергию.

\*То же самое, что и *анаболизм*, но в более узком смысле.

**Ассортативное скрещивание**. От фр. *assorti* – *подобранный*. 1. Склонность у животных выбирать партнёра для спаривания, похожего на них самих. Такое половое поведение называется *положительным ассортативным скрещиванием* или *гомогамией*. В случае отрицательного ассортативного скрещивания партнёры отличаются по какому-то одному определённом признаку. Чаще термин используется в отношении положительного его значения. 2. Социальное явление, при котором люди с определёнными генетическими дефектами предпочитают выбирать в качестве партнёров по браку людей, имеющих аналогичные заболевания. В результате в случае появления потомства медицинские проблемы у последнего только усугубляются.

**Ассоциации**. От лат. *associatio* – *соединение*. Локальные, хорошо очерченные группировки видов в пределах биома\*. Ассоциации – это биоценозы в собственном смысле слова.

\*В природе *биома* не совсем однородны.

**Астма**. От греч. *asthma (asthmatis)* – *затруднённое дыхание, стеснение в груди, одышка*. Классическое *атопическое* заболевание, этиология и патогенез которого, связаны с нарушениями активности иммунной системы (наследственной предрасположенности к аллергии\*) и опираются на так называемую “гигиеническую гипотезу”, согласно которой улучшение санитарных условий жизни людей резко ухудшило картину заболеваемости астмой во всём мире. Приступ астмы возникает из-за непроходимости дыхательных путей в результате их отёка под действием гистамина, продукция которого активируется иммуноглобулинами Е, синтез которых, в свою очередь, опосредуется сенсibilизирующими иммунную систему аллергенами. Эти аллергены у разных людей могут быть различными, от апельсинов и шерсти животных до экскрементов пылевых клещей, но все они усиливают продукцию IgE\*\* (см. **Бронходилатация, Иммуноглобулины**).

\*Статистические данные показывают, что астма является семейным заболеванием, связанным, по-видимому, с определёнными мутациями в группе из 15-ти генов\*\*\*. Причём в отношении этих мутаций нельзя сказать, где норма, а где патология, поскольку всё зависит от среды

обитания человека. Гены-кандидаты расположены на хромосоме 5 (8 генов), по два гена на хромосомах 6 и 12 и по одному – на хромосомах 11, 13 и 14. Показано, что гепатит А играет роль сдерживающего фактора в развитии астмы, поскольку аллергия встречается гораздо реже у тех, кто перенёс заболевание. Оказалось, что ген-кандидат TIM-1, ответственный за предрасположенность к астме, кодирует белок-рецептор, обеспечивающий также проникновение вируса гепатита А в клетку.

**\*\*Синтез IgE контролируют два гена, расположенные на хромосоме I.**

**\*\*\*Речь идёт только о европейцах, поскольку у негров и латиноамериканцев эти гены, скорее всего, могут быть другими.**

**Астральные микротрубочки.** От греч. *astēr – звезда*. Тубулиновые микротрубочки, радиально исходящие из *центросомы* (клеточного центра), или из полюсов митотического веретена в направлении хромосом, и образующие симметричную структуру, называемую “звездой” (см. **Центросома**).

**Астровирусы\*.** От греч. *astēr – звезда* и *virus – яд*. Мелкие (ø28 нм) вирусы звёздчатой формы, ассоциированные для многих видов животных и человека с гастроэнтеритами (показано, что большинство взрослых людей имеют антитела против астровирусов). У птиц могут вызывать и инфекции другой локализации. Геном астровирусов представлен одноцепочечной 3'-полиаденилированной РНК (от 6,8 до 7,2 тыс. оснований), содержащей три открытых рамки считывания. ORF1a и ORF1b кодируют трансмембранную геликазу, сериновую протеазу и РНК-зависимую РНК-полимеразу, а ORF2 кодирует предшественник капсидного белка.

\*Название получили из-за характерной для вирусов шарообразной звёздчатой пяти- или шестиконечной формы, выявляемой при электронной микроскопии. Термин был предложен Мадели и соавт. (Madeley et al., 1975).

**Астроциты.** От греч. *astēr – звезда* и *kytos – клетка*. Звёздчатые по форме клетки глии, несущие отростки, и характерные для головного и спинного мозга, а также для сетчатки глаза (см. **Глия**). Эти клетки обеспечивают защитные и трофические функции ЦНС (поступление к нейронам питательных веществ), а также поддерживают водный и ионный баланс среды вокруг нейронов и их длинных отростков аксонов\*. Отростки астроцитов обвиваются вокруг кровеносных сосудов (артерий, капилляров и вен), создавая *периваскулярное пространство* и формируя физический и химический барьер между кровью и мозгом (*гематоэнцефалический барьер*), определяющий какие молекулы могут поступать из крови к нейронам, а какие нет (см. **Глимфатическая система, Периваскулярное пространство, Макроглия**). Сами астроциты не участвуют напрямую в передаче нервных импульсов, но контролируют баланс медиаторов и других веществ при передаче сигналов в синапсах. Так, например, астроциты очень важны для работы глутаматэргической

системы сигнализации. Они не только обеспечивают энергией в форме АТФ глутаматэргические синапсы, но и поставляют глутаминовую кислоту в пресинаптическую клетку, где из неё образуется глутамат, а также захватывают из синаптической щели избыточный глутамат (см. **Эксайтотоксичность, Репрограммирование глии**).

\*Астроциты для нейронов – это клетки-кормилицы и клетки-няньки.

**Асцидии.** От греч. askidion – *мешочек*. Оболочники. Класс морских животных, подтипа хордовых (*туникат*, или *урохордовых*), имеющих во взрослом состоянии мешковидное тело (длиной от 0,1 до 30 см), одетое в студенистую, или хрящевидную тунику (мантию). Нижним концом тела прикрепляются ко дну, а на верхнем конце располагаются ротовое отверстие и клоакальный сифон (см. **Метаморфоз**).

Интересно отметить, что асцидии способны накапливать ванадий.

**Асцит.** От греч. askos – “*мех*”, *бурдюк*, *сумка* (аска) и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Скопление жидкости в брюшной полости (водянка), например, при терминальных стадиях цирроза печени, или при асцитных опухолях, представляющих собой суспензии опухолевых клеток в выпоте. В экспериментальной практике широко используются асцитная карцинома Эрлиха и асцитная опухоль JB-1, состоящая из патологически изменённых плазматических клеток.

Водянка плевральной полости называется *гидротораксом*, водянка яичка – *гидроцеле*.

**Атавизмы.** От лат. atavus – *предок*. Случаи возврата у человека к предковым формам животных в строении и физиологии органов и тела. Атавизмы, в отличие от *рудиментов*, наблюдаются только в виде исключения у отдельных индивидуумов. Примеры атавизмов – гипертрихоз\* (волосатость тела и лица), образование добавочных сосков (четырёх и более), хвостовые позвонки и формирование хвоста. Удивительным атавизмом является наличие у некоторых людей *нырятельного рефлекса*, хорошо выраженного у приморских жителей-собирателей с морского дна губок, кораллов, мидий, голотурий и т. п., которые способны контролировать своё апноэ, как морские млекопитающие (см. **Апноэ**). При погружении в воду и задержке дыхания этот рефлекс резко снижает частоту пульса (до 30 ударов в минуту), приводит к перераспределению крови в теле в целях экономии кислорода, направляя её от конечностей, органов брюшной полости и кожи к сердцу, лёгким и головному мозгу. У профессиональных ныряльщиков, погружающихся без маски с детства, изменяется даже форма хрусталика глаза, который становится, как у рыб, округлым (см. **Рудименты**). Синонимы – *реверсии*, *возврат к прошлому*, *регресс* (англ. throwback, reversion).

**Атаксия.** От греч. ataxia – *беспорядок*. Расстройство координации движений, вызванное поражениями в ЦНС (неспособность к координации мышц при произвольных двигательных актах).

\*Иногда это отклонение называют *синдромом оборотня*.

**Атаксия-телеангиэктазия.** От греч. ataxia – *беспорядок*, telos – *хвост, конец*, angeion – *сосуд* и ektasis – *растяжение, расширение*. Семейная аутосомно-рецессивная болезнь, проявляющаяся в детском возрасте и характеризующаяся мозжечковой атаксией. Сопровождается телеангиэктазами (расширениями сосудов) на коже лица, шеи и конъюнктиве. Заболевание, характеризующееся *антиципацией* (см. **Антиципация**).

**Атаксия Фридрейха (Фридерайха)\*.** От греч. ataxia – *беспорядок*. Наследственная спинальная мышечная атрофия\*\*, встречающаяся у детей и подростков, вызванная склерозом задних и боковых столбов спинного мозга, протекающая с деформацией скелета и атаксией нижних конечностей. Обусловлена экспансией GAA-повторов в одном из интронов гена Yfh1p, предполагаемого гомолога фратаксина (frataxin). В нормальном состоянии ген содержит от 5 до 30 повторов, а при атаксии – до нескольких сотен. Избыточное количество GAA-повторов блокирует экспрессию гена и соответствующего белка, что и приводит к накоплению ионов железа в митохондриях (см. **Антиципация, Экспансия тринуклеотидных повторов**).

\*По имени немецкого врача Friedreich N.

\*\*Существуют несколько различных форм этого заболевания, приводящего к дегенерации мышц и потере подвижности в результате отмирания двигательных нейронов спинного мозга. При самой острой разновидности spinal-muscular-atrothy возникает делеция в гене SMN1, кодирующем белок, необходимый для функционирования сплайсосом в нервных клетках.

**Атаксия церебральная.** От греч. ataxia – *беспорядок* и лат. cerebrum – *мозг*. Неврологическое (нейродегенеративное) расстройство, сопровождающееся нарушением координации движений и обусловленное экспансией *микросателлитных повторов* внутри генов (излишней повторяемостью мотива CAG). Относится к группе так называемых *полиглутаминовых болезней* (см. **Микросателлиты, Репликация ожидаемая, Хорея Хантингтона, Экспансия тринуклеотидных повторов**). Синоним – *спинномозжечковая атаксия I-типа*.

**Атараксия\*.** От греч. ataraxia – *невозмутимость\*\**. Отрешённость от окружающего мира, состояние, способствующее сну и позволяющее при анестезии уменьшать дозу общих анестетиков.

\*Термин, введённый в физиологическую науку французским учёным Анри Лабори (Henri Laborin, 1952, 1955).

\*\*В древнегреческой этике состояние душевного спокойствия.

**Ателектаз.** От греч. ateles – *неполный* и ektasis – *растяжение*. Неспособность лёгких расправляться при первом вдохе (крике) у новорождённых или “спадение” лёгких у взрослых. Обусловлен отсутствием на внутренней поверхности лёгочных альвеол сурфактанта (сурфактанта) альфа-лецитина (см. **Сурфактаны**).

**Атерома.** От греч. *athera* – кашлица и *oma* – опухоль. 1. Отложения липидов в виде бляшек на внутренней оболочке артерий, характерные для атеросклероза. 2. Доброкачественная опухоль, образующаяся при закупорке сальной железы (киста сальной железы).

**Атероматоз.** От греч. *athera* – кашлица, *oma* – опухоль и *-osis* – состояние. 1. Состояние сосудов, поражённых атеромой. 2. Стадия развития атероматозной бляшки, характеризующаяся появлением в ней детрита.

Интересно отметить, что у людей, перенесших блокаду Ленинграда, не было атероматоза и вызванных им инфарктов миокарда.

**Атеросклероз.** От греч. *athera* – кашлица и *skleros* – твёрдый (*sklerosis* – затвердевание, уплотнение). Хронический воспалительный процесс, при котором поражаются кровеносные сосуды, теряющие свою эластичность. Считается, что причинные процессы изначально развиваются в печени, синтезирующей холестерин\*. Атеросклероз характеризуется образованием атеросклеротических бляшек, суживающих (стенозирующих) просвет кровеносных сосудов, что, в свою очередь, приводит к возникновению ишемии. На ранних стадиях атеросклероза в эндотелии резко активизируется неспецифический эндоцитоз липопротеинов низкой плотности (ЛПНП), которые попадают в *эндосомы* и *кавеолы* клеток эндотелия (см. **Кавеолы**, **Эндосомы**). Поэтому виновниками атеросклероза во многих случаях (но не всегда!) считаются ЛПНП, а также ряд других веществ, запускающих процесс воспаления, которые получили название *факторов риска*\*\*.

Процесс начинается с присоединения к специальному рецептору одной из эндотелиальных клеток вещества, изменяющего конформацию рецептора. Это служит сигналом для *оксиданта*, каким-то образом включающего ген, кодирующий белок клеточной адгезии VCAM-1 (*vascular cellular adhesion molecule-1*) (см. **Оксиданты**). Через этот белок к поверхности эндотелиальной клетки присоединяются лейкоциты (моноциты и лимфоциты), запускающие хронический воспалительный процесс, что и приводит к патологическим изменениям в клетках эндотелия.

Постепенно накапливаются данные, говорящие о том, что некоторые распространённые системные соматические заболевания человека ассоциированы с патогенными микроорганизмами. Так, например, в сезоны распространения гриппа увеличивается число инфарктов, а атеросклеротический процесс начинают связывать с хламидиями (*Chlamydia pneumoniae*); во всяком случае, их рассматривают как **вероятный индикатор атеросклероза** у человека.

\*Ведущее значение липидов и, главным образом, холестерина в патогенезе атеросклероза было открыто советским патологом, академиком Н. Н. Аничковым (1885–1964). Интересно отметить, что синтез холестерина в организме человека осуществляется преимущественно во сне.

**\*\*С** клинической точки зрения факторами риска являются: нарушение жирового и углеводного обмена, избыточный вес, повышенное артериальное давление, хронический стресс, курение и злоупотребление алкоголем, пристрастие к жирной пище (весьма спорный момент!) и малоподвижный образ жизни. Интересно отметить, что у блокадников Ленинграда и людей, переживших голод, не наблюдался атеросклероз сосудов.

В настоящее время существует два главных подхода к лечению ишемической болезни сердца (ИБС): 1. Использование *статинов*, снижающих уровень “плохого холестерина” (ЛПНП). 2. Применение антиоксидантов, останавливающих воспалительный процесс (см. **Антиоксиданты**).

**Атипичная пневмония.** Термин “атипичная” означает, что заболевание не похоже на обычную пневмококковую пневмонию, а причинную бактерию невозможно изолировать на обычных питательных средах. К атипичным пневмониям относят такие заболевания лёгких, как первичная микоплазменная пневмония, болезнь легионеров, пситтакоз, Ку-лихорадка и пневмонии, вызываемые различными штаммами вируса гриппа. Причиной могут быть также и коронавирусы, которые могут вызывать лёгочное заболевание с тяжёлым клиническим течением, называемое SARS\*. Источником заражения служат *циветы* (виверры, род *Viverra*), которых в Китае разводят в домашних условиях для получения *мускуса* и употребления в пищу (см. **Коронавирусы, Болезнь легионеров, Микоплазмы, Пситтакоз**).

\*Аббревиатура (англ.) SARS – *sharp arise respiratory syndrome* – тяжёлый островозникающий респираторный (дыхательный) синдром.

**Атопия.** От греч. *atopia* – буквально, *странность, чуждость*, где *a* – частица отрицания и *topos* – *место*. Необычная аллергическая реакция на пищевые продукты, пыльцу растений и яды насекомых, с семейной предрасположенностью, опосредованная антителами IgE класса. Например, *атопический дерматит*, где атопический – *редкий, необычный* (см. **Астма**).

**Атразин.** Гербицид, наиболее широко использующийся в сельском хозяйстве США. Им загрязнены не только огромные территории плодородных почв, но и водоёмы\*. Считается, что атразин стимулирует синтез фермента *ароматазы* (см. **Ароматаза**) и, как следствие, высокой её активности, повышается уровень эстрогена у лягушек\*\*, что приводит у них к *реверсии пола* и превращению самцов в самок в результате своеобразной химической кастрации. Возможно также, что атразин нарушает выработку половых гормонов и у других животных, включая и человека (см. **Гербициды**).

\*Гербициды в настоящее время, к сожалению, уже вездесущие загрязнители. Показано, что у мужчин, живущих в сельскохозяйственных районах, из-за гербицидов снижен уровень сперматогенеза (см. **Бисфенолы**).

**\*\*Эксперименты** проводили на африканской шпорцевой лягушке (*Xenopus laevis*). У лягушек самцы гомозиготны по половым хромосомам и имеют генотип ZZ (две половые Z-хромосомы), а самки, напротив, гетерозиготны и имеют генотип ZW, что отличает их от млекопитающих.

**Атриальный.** От лат. atrial – *предсердный*. Относящийся к предсердию (см. **Атриум (атриальная полость)**).

**Атриапор.** От лат. atrium – *преддверие* и греч. poros – *проход, отверстие*. Отверстие у ланцетника, через которое выводятся из тела (из атриальной полости) половые продукты (созревшие гаметы).

**Атриовентрикулярный узел (АВ-узел).** От лат. atrial – *предсердный* и ventricula – *желудочек*. Часть проводящей системы сердца, по которой возбуждение может проходить от предсердий к желудочкам. АВ-узел – пейсмейкер второго порядка с частотой ритма 40-60/мин.

**Атриум (атриальная полость).** От лат. atrium\* – *преддверие*.  
1. Околожаберная полость у полухордовых (оболочников) и низших хордовых (ланцетника). У асцидий – пространство между мантией и глоткой; в неё также открывается анальное отверстие. 2. В анатомии – *предсердие*.

\*Первая комната при входе в дом или закрытый внутренний дворик в древнеримском жилище.

**Атропин.** От лат. atropa < греч. atropos\* – *необратимый, безвозвратный*. Пирролидиновый алкалоид\*\* “красавки”, или белладонны (*Atropa belladonna*), применяющийся в клинической медицине как *холинолитик* (блокирует преимущественно М-холинорецепторы). Используют также как антидот при отравлении *мускарином* (атропин блокирует рецепторы, возбуждение которых вызывает отравляющее действие мускарина). Основой строения атропина является тропин – продукт восстановления (+2H<sup>+</sup>) тропинона (см. **Мускарин, Галлюциногены**).

\*Где “а” – *частица отрицания* и tropos – *поворот*.

\*\*Содержится в дикорастущих растениях семейства паслёновых, таких как белена, дурман, скополия.

**Атропный семязачаток.** От греч. частицы отрицания *a* и tropos – *поворот*. Семязачаток, ориентированный в своём росте в том же направлении, что и семяножка (фуникулус) (см. **Анатропный, Кампилотропный**). Синоним – *прямой семязачаток*.

**Атрофия.** От греч. частицы отрицания *a*, trophe – *питание* и -ia – *условия*. Процесс уменьшения органов и тканей в объёме и по массе, происходящий в основном за счёт уменьшения размеров и числа составляющих их клеток. Причины, вызывающие эти изменения, могут быть самыми разнообразными: от снижения питания и нарушения кровообращения в органе до нарушения его иннервации и отравления\* (см. **Дистрофия, Кахексия**).

\*Есть простой физиологический принцип – органы, которые были созданы Природой, должны работать, будь то мышцы, железы

или головной мозг. В противном случае за ненадобностью они атрофируются.

**Аттенуатор (аттенуатор).** От англ. attenuator – *гаситель, уменьшитель* (фр. atténuer – *смягчать*). 1. Регуляторная система, основанная на формировании альтернативных вторичных структур РНК, иначе, РНК-переключатель. 2. Участок оперона, на котором молекула РНК-полимеразы прекращает элонгацию цепи РНК. Другими словами, аттенуатор – терминаторная последовательность, на которой происходит *аттенуация* (attenuator region – *участок затухания синтеза РНК*). 3. Сигнальный аттенуатор рецептора (адаптерная рецепторная молекула, действующая на рецептор как модулятор его активности). Например, адаптерными аттенуаторами некоторых Toll-подобных рецепторов (TLR-2, TLR-4, IL-1R, IL-18R) служат молекулы MyD88, Mal и TRIF (см. **Адаптерные белки, Toll-подобные рецепторы**).

**Аттенуация\*.** От фр. atténuer – *смягчать* (англ. attenuate – *истощённый, разжиженный*). 1. В микробиологии – ослабление вирулентности (патогенности) микроорганизмов (вирусов и бактерий), связанное с изменением их биологических свойств. Например, *аттенуированный* штамм патогенного вируса, модифицированный так, что вызывает образование специфических антител, но не вызывает клиническую форму заболевания. Аттенуация достигается различными способами или возникает спонтанно (см. **Аттенуированные патогены, Пассаж**). 2. В молекулярной биологии, от лат. attenuatio (англ. attenuation) – *уменьшение, ослабление*. Регуляция транскрипции на уровне процесса терминации (осуществляется при экспрессии некоторых бактериальных оперонов).

\*Луи Пастер первым провёл аттенуацию возбудителя бешенства, назвав “перевоспитанный” вирус “фиксированным” (в отличие от “дикого”). Идеи Пастера об аттенуированных штаммах бактерий легли в основу практического направления исследований в медицинской микробиологии, связанного с созданием “живых вакцин” и получением клинически пригодного вакцинного материала.

**Аттенуированные патогены.** Патогенные микроорганизмы (вирусы и бактерии), потерявшие способность вызывать острую инфекцию, но сохраняющие свою иммуногенность. Для получения аттенуированных штаммов микроорганизмов в их геномы вносят точечные мутации, не влияющие на антигенную структуру, но изменяющие их инфекционные свойства и способность к росту (см. **Аттенуация**).

**Аттрактанты.** От лат. attraho (attractum) – *притягивать, привлекать* (attractio – *притяжение\**). Вещества, обладающие запахом и привлекающие животных. Например, для гусеницы табачного бражника аттрактантом является алкалоид *никотин*. Существуют тысячи молекулярных рецепторов-белков, воспринимающих запахи. Поскольку молекулы на рецепторах в буквальном смысле “болтаются”, запахи, как правило, невыразительны (см. **Феромоны, Эпагоны**).

Противоположное действие оказывают вещества *репелленты* (см. **Репелленты**).

\*Однокоренное слово *аттракцион*.

**Аугментация (гена).** От англ. *augmentation* (лат. *augmen*) – *приращение, увеличение, прирост*. Генно-инженерный термин, обозначающий процесс переноса целевого экзогенного гена в клетку-мишень, продукты экспрессии которого позволяют компенсировать недостаточную экспрессию собственного гена.

**Ауксины.** От греч. *auxano* – *увеличиваю, расту, выращиваю*. Стимуляторы роста растений. Фитогормоны, ускоряющие растяжение клеток и их рост\*. Важнейший из ауксинов назван *гетероауксином* и представляет собой *β-индолилуксусную кислоту* (ИУК), которая может образовываться из триптофана (см. **Кверцетины**).

\*Согласно “теории кислотного роста” ауксин стимулирует расширение клеток за счёт секреции ими ионов водорода (H<sup>+</sup>). Закисление внешней среды ослабляет связи между волокнами целлюлозы, что и позволяет клеткам растягиваться (см. **Экспансин**).

**Ауксотрофы.** От греч. *aux* – *усиление* (*auxano* – *выращиваю*) и *trophe* – *питание*. Организмы, нуждающиеся в готовых дополнительных соединениях (экзогенных питательных добавках) для поддержания своей жизнедеятельности. Ауксотрофы могут возникнуть из прототрофов в результате метаболических мутаций. Например, ауксотрофные мутанты *E. coli* нуждаются в готовых жирных кислотах (см. **Прототрофы**).

**Ауксоцит.** От греч. *auxano* – *выращиваю* и *kytos* – *клетка*. Клетка, в которой происходит мейоз (клетка, подвергающаяся редукционному делению). Синоним – *мейоцит* (см. **Мейоцит**).

**Аурикулы.** От лат. *auricula* – *ушная раковина, ушной хрящ* (ухо). Ушки, соединяющие сложный жевательный аппарат с панцирем у морских ежей (см. **Аристотелев фонарь**).

**Аурикулярный.** От лат. *auricula* – *ушная раковина* (ухо). Ушной, относящийся к уху.

**Аутбредный.** От англ. *out* – *вне* и *breeding* – *разведение*. Организм, полученный в результате неродственного скрещивания. Человек относится к аутбредным организмам, поэтому почти все человеческие популяции аутбредные.

**Аутбридинг.** От англ. *out* – *вне* и *breeding* – *разведение*. Генетически отдалённое скрещивание животных и растений, или браки у людей, не состоящих в кровном родстве. К аутбридингу также относят браки между представителями разных национальностей и рас. Противоположностью аутбридинга является *инбридинг* (см. **Инбридинг, Ауткроссинг**).

**Аутентичный.** От греч. *authentikos* – *самодовлеющий*. Действительный, подлинный, исходящий из первоисточника, равнозначный.

**Аутизм\***. От греч. *autos* – *сам*. Одна из форм нарушения психического развития (возможно, связанного с нарушениями развития головного мозга) у детей, проявляющаяся уже в самом раннем возрасте (от 14 до 24 мес.). У людей, страдающих аутизмом, изменены правые префронтальные (лобные) области коры головного мозга, которые активируются, в частности, в ситуациях контакта “глаза в глаза”. Правильнее сказать, что аутизм – это целый спектр расстройств, проявляющихся как синдром дефицита социальных навыков и активной отстранённости (изоляции) от внешнего мира, заключающийся в неспособности к непосредственному контакту и взаимодействию с другими людьми (общению), а также к сопереживанию (эмпатии) (см. **Эмпатия**). Ранним признаком аутизма считается также отсутствие способности к пониманию чужих мыслей и намерений. Для заболевания характерны расстройство сна и стремление совершать повторяющиеся (циклические, ритуальные) действия (например, монотонное раскачивание из стороны в сторону). Детей аутистов образно называют “дети, поцелованные снежной королевой”. Обнаружено, что для аутизма характерна дисфункция системы “зеркальных” нейронов и повышенный уровень синтеза белков в ткани головного мозга. С аутизмом ассоциированы мутации в гене, кодирующем фактор инициации трансляции eIF4E, и приводящие к повышенной концентрации этого регуляторного белка. Как следствие возрастает и общий уровень белкового синтеза в клетках головного мозга. В 2014 г. было обнаружено, что у детей и подростков-аутистов значительно повышена синаптическая плотность головного мозга в результате снижения процесса *синаптического прунинга* (см. **Прунинг синаптический**). Кроме того, при аутизме в головном мозгу сохраняются в большом количестве повреждённые нейроны (нейроны, содержащие дефектные внутриклеточные структуры и денатурированные белки), что говорит об ущербности процесса аутофагии.

С подачи журнала *Lancet* почти 20 лет назад по миру распространилась гипотеза, согласно которой вспышки аутизма следуют за кампаниями по иммунизации детей от паротита и краснухи. (Согласно наиболее распространённой версии, причиной развития аутизма могут быть ртутные производные, такие как мертиолят и тиомерсал, используемые в качестве консервантов при создании вакцин.) Эта гипотеза много раз была опровергнута, но до сих пор – в силу ряда психологических причин – увы, жива (мы живём в эпоху интернетного *легковерия*). Считается, что вклад наследственности в патогенез заболевания составляет не менее 90 %. Интересно также отметить, что повышению активности “зеркальных” нейронов и, соответственно, эмоциональной близости при аутизме, способствует галлюциноген *метилендиоксиметамфетамин* (МДМА), известный также под названием *экстази* (см. **“Зеркальные” нейроны**). Обнаружено, что у 30 % людей, имеющих в 22 хромосоме делетированный участок, длиной 3 млн. пар нуклеотидов, развиваются аутизм или шизофрения. У больных аутизмом

также обнаружены мутации, затрагивающие гены, отвечающие за передачу сигналов в синапсах. К сожалению, аутизм пока не поддаётся никакому лечению, хотя, возможно, поможет рапамицин, если найдутся способы снижения его побочного действия\*\*. В настоящее время получила широкое распространение так называемая *поведенческая терапия*, дающая хорошие результаты при раннем вмешательстве. Поскольку у пациентов, страдающих аутизмом, ниже уровень гормона *окситоцина*, возлагаются надежды на его применение с терапевтическими целями\*\*\* (см. **Окситоцин**). В 2013 г. в журнале Американской медицинской ассоциации была опубликована работа, в которой показано, что добавление в пищу беременных женщин фолиевой кислоты предотвращает развитие аутизма\*\*\*\*.

В исследованиях на мышах было обнаружено, что отсутствие в кишечнике грызунов некоторых видов бактерий (*Lactobacillus rhamnosus*, *Lactobacillus reuteri* и *Bacteroides fragilis*) сопровождается аутистической симптоматикой в поведении мышей, которая исчезает при нормализации состава микрофлоры (см. **Микробиом**). Синоним – “Of autism spectrum disorders” – *расстройство аутистического спектра* (эта форма диагноза в настоящее время используется чаще).

\*Синдром впервые независимо был описан в 1940 г. двумя психиатрами – американцем Лео Кэннером (Leo Kanner) и австрийцем Хансом Аспергером (Hans Asperger), которые и дали, как будто сговорившись, это очень точное название, поскольку основным признаком аутизма является отсутствие у человека социальных взаимодействий, его отстранённость от окружения. Классическим примером человека, страдающего аутизмом, является герой Дастина Хоффмана из фильма Барри Левинсона “Человек дождя”. Его же можно назвать *гениотом* – гениальным идиотом (см. **Синдром одарённости**).

\*\*На мышинной модели аутизма была обнаружена повышенная активность внутриклеточного сигнального белка mTOR (версия белка TOR у млекопитающих), являющегося мишенью рапамицина (см. **Рапамицин, Белок TOR**). Считается, что гены, связанные с аутизмом, тем или иным образом затрагивают процесс аутофагии и приводят к повышению уровня белка TOR.

\*\*\*Точнее, у аутистов обнаружен пониженный уровень окситоциновых белков-рецепторов, связывающих гормон и передающих его соответствующим нейронам.

\*\*\*\*P. Suren et al., *The Journal of the American Medical Association*, 2013.

**Ауткроссинг.** От англ. out – *вне* и crossing – *скрещивание*. Скрещивание с неблизкородственной особью.

**Аутоантигены.** От греч. autos – *сам* и *антигены*. Буквально, самоантигены, которые иммунная система ошибочно воспринимает как угрозу. Аутоантигены – собственные антигены организма (белки, или, чаще, их фрагменты – пептиды), активирующие, как “спусковые крючки”,

или триггеры Т-лимфоциты и вызывающие возникновение аутоиммунных состояний, при которых собственная иммунная система атакует клетки, ткани или органы своего организма. Классическим примером служит рассеянный склероз – тяжёлое хроническое заболевание нервной системы, при котором разрушаются миелиновые оболочки мягкотных нервов (разрушаются шванновские клетки) (см. **Аутоиммунные заболевания, Иммунитет адаптивный, Рассеянный склероз**).

**Аутогенный контроль.** От греч. autos – сам и genan – порождать. Регуляция экспрессии гена собственным продуктом (чаще белком). Контроль может быть *положительным* и активировать экспрессию собственного гена, или *отрицательным* (репрессивным) и подавлять экспрессию гена.

**Аутозит.** От греч. autos – сам и sitos – хлеб, питание. Хозяин, питающий паразита.

**Аутоиммунные заболевания.** Заболевания, связанные с потерей иммунологической толерантности к тканевым антигенам, в норме распознаваемым как “свой”. Важным этапом в развитии этих заболеваний является активация *аутореактивных* Th1 и Th2 CD4-хелперных Т-клеток, индуцирующих неадекватные клеточные\*, или опосредованные антителами\*\* иммунные реакции, направленные против цитоплазматических или мембранных антигенов собственных клеток, которые сопровождаются их гибелью. Аутоиммунные заболевания представляют собой одну из главных медицинских проблем современности. В настоящее время известно более 90 различных аутоиммунных патологий, многие из которых не только приводят к инвалидизации, но и к смертельному исходу\*\*\*. Чаще всего они развиваются в детском и молодом возрасте (см. **Примирование, Молекулярная мимикрия**). В число аутоиммунных заболеваний входят аутоиммунный тиреоидит, тиреоидит Хашимото, болезнь Грейвса, болезнь Крона, васкулиты, диабет I-типа, ревматоидный артрит, рассеянный склероз, псориаз, системная красная волчанка, склеродермия, целиакия, астма и ряд других хронических заболеваний; причём некоторые из них (болезнь Грейвса, тиреоидит Хашимото, системная красная волчанка) у женщин встречаются значительно чаще, чем у мужчин.

Считается, что эволюция *человека современного типа*, начавшаяся в процессе последней миграции из Африки примерно 100 тысяч лет назад, была связана, в том числе, и с интенсивной адаптацией иммунной системы к различным патогенам, главным образом, новым гельминтам. Именно новое патогенное окружение способствовало формированию очень агрессивной иммунной системы, защищавшей наших предков от паразитов и их патогенов. Когда же цивилизационные достижения привели к элиминации гельминтов (дегельминтизация, характерная для XX века), сверхактивная иммунная система, освобождённая от “работы”, начала атаковать сам организм. Эти представления созвучны гипотезе “избыточной гигиены” (см. **“Гигиеническая гипотеза”**). В настоящее

время в Санкт-Петербургском госуниверситете на основе некоторых продуктов, производимых гельминтами, разрабатываются лекарства, модулирующие иммунную систему, которые позволят бороться с аутоиммунными заболеваниями.

\*Атака Т-клеток, *примированных* к собственным антигенам.

\*\*Наиболее часто аутоиммунные заболевания опосредованы *аутоантителами*. На самом деле в норме *естественные аутоантитела* призваны очищать организм от продуктов распада собственных клеток (считается, что за сутки у взрослого человека отмирает ~1 кг различных клеток!).

\*\*\*Насчитываются более 200 различных заболеваний, затрагивающих около 20 % населения всей планеты, в основе которых возможно присутствие аутоиммунного компонента.

**Аутолиз (автолиз).** От греч. *autos* – *сам* и *lysis* – *разложение, растворение*. Буквально, самопереваривание. Процесс растворения клеток и тканей под действием собственных литических (гидролитических) ферментов, возникающий при различных патологических состояниях, а также при старении. Например, при прекращении кровообращения из-за накопления CO<sub>2</sub> рН клеток и внеклеточной среды быстро сдвигается в кислую сторону, что приводит к разрушению клеточных и внутриклеточных мембран, в том числе и мембран лизосом с освобождением различных гидролаз, которые растворяют клетку изнутри. Отсюда и возникло название процесса – *аутолиз*. После смерти организма скорость аутолиза зависит от температуры среды, концентрации и активности ферментов.

**Аутолизосомы.** От греч. *autos* – *сам* и лизосомы. Вторичные лизосомы, содержащие фрагменты цитоплазматических структур (митохондрии, элементы ЭПР, рибосомы), подлежащих уничтожению. Синонимы – *аутофагические лизосомы, аутофагосомы, цитолизосомы*. В растительных клетках их называют “*нормальные лизосомы*”.

**Аутопроцессинг.** От греч. *autos* – *сам* и англ. *processing* – *обработка, преобразование*. Процесс самоактивации (изменения конформации молекулы) некоторых проферментов (зимогенов) и превращения их в активные ферменты. Синоним – *автокаталитическая активация*, характерная, например, для пепсиногенов, которые при низких значениях рН (1–2,5) желудочного сока автокаталитически отщепляют блокирующие пептиды, содержащие аргинин (“парализатор” пепсина).

**Ауторецепторы.** От греч. *autos* – *сам* и лат. *recipere* – *получать*. Рецепторы к какому-либо физиологическому регулятору, расположенные на поверхности клетки, вырабатывающей этот регулятор. Так нейроны, вырабатывающие нейротрансмиттеры, имеют к ним рецепторы, с помощью которых они контролируют продукцию этих сигнальных молекул.

**Аутосомный признак.** От греч. autos – *сам* и soma – *тело*. Признак, определяемый геном, локализованным в аутосоме. Например, *фенилкетонурия* – аутосомный признак.

**Аутосомные синдромы.** От греч. autos – *сам* и soma – *тело*. Генетические заболевания, связанные с дефектами, обусловленными аутосомами (соматическими хромосомами в отличие от синдромов, связанных с половыми хромосомами). К ним относится ряд таких генетических дефектов, как *синдром Дауна* (трисомия по 21 хромосоме), *синдром Эдвардса* (трисомия по 18 хромосоме), *синдром Патау* (трисомия по 13 хромосоме) (см. **Синдром**).

**Аутосомы\*.** От греч. autos – *сам* и soma – *тело*. Любые неполовые хромосомы. В диплоидном организме\*\* – это парные хромосомы, набор которых одинаков у всех особей данного вида, в отличие от половых хромосом, которые могут быть одинаковыми у одного (гомогаметного) пола и разными у другого (гетерогаметного) пола за счёт *гетероморфности* (различий по размеру, форме и генетическому содержанию). Исторически общепринято обозначать аутосомы цифрами в зависимости от их размера (см. **Гоносомы, Хромосомы**).

\*Название *аутосомы* предложил в 1905 г. американский цитолог Монтгомери (Т. Montgomery).

\*\*В диплоидной клетке содержится по две копии каждой *аутосомы*, а в тетраплоидной клетке, соответственно, по четыре *аутосомы* и т. д. При аутоотрисомии в клетке содержится три копии какой-либо аутохромосомы.

**Аутоспитинг.** От греч. autos – *сам* и англ. spitting – *плевание*. Гигиеническая процедура у животных, например, у ежей, которые вылизывают свои иголки, предварительно съев что-либо очень пахучее (от розмарина до чужих фекалий). Таким образом, возможно, они маскируют свой запах (дезодорируют себя).

**Аутоотомия.** От греч. autos – *сам* и tome – *разрезаю* (temnein – *резать, рассекать*). Самокалечение животных во избежание гибели при нападении хищников, например, отбрасывание хвоста ящерицами. Пелагические парящие осьминоги при опасности не только направляют свой красный плащ, чтобы казаться больше, но и, спасаясь бегством, отбрасывают часть плаща, достигающую хищнику.

**Аутоотрансплантация.** От греч. autos – *сам* и *трансплантация*. Пересадка ткани с одного участка на другой у одного и того же организма, например, пересадка кожи.

**Аутофагия\*.** От греч. autos – *сам*, phagos – *пожирающий* и -ia – *условия*. Буквально, “*самопоедание*”. 1. Процесс расщепления в *аутолизосомах* собственных субстратов, например запасных веществ, аномальных макромолекул (прежде всего дефектных белков), или повреждённых и старых органелл\*\*, утративших функциональную активность, а также продуктов “жизнедеятельности” органелл, освобождаемых в цитоплазму. Аутофагию, образно, можно назвать

“внутриклеточной уборкой”. Процесс освобождения от “мусора” особенно важен для нейронов, продолжительность жизни которых совместима с продолжительностью жизни организма. 2. Аутофагия также необходима клеткам для выживания как форма получения энергии в условиях голодания (отсутствия питательных веществ). Может приводить к “аутофагальной клеточной гибели”. Считается, что в процессе эволюции аутофагия возникла как реакция на дефицит питательных веществ (голод)\*\*\*. Собственно защита клеток от чужеродных агентов есть также форма “уборки мусора”, попавшего в клетку\*\*\*\*. Считается, что *аутофагия* и *апоптоз* представляют собой два тесно связанных и высоко сбалансированных процесса. Показано, что один из белков, запускающих аутофагию, *Beclin-1* связывается с белком ингибитором апоптоза *Bcl-2* (см. **Апоптоз, Некроз**).

3. В растительных клетках аутофагия обеспечивается так называемыми “нормальными лизосомами”, кроме того, их функцию выполняет *центральная вакуоль*, содержащая кислую фосфатазу и другие лизосомные ферменты и поглощающая клеточные органеллы. Во время прорастания семян роль аутофагических лизосом играют “*белковые вакуоли*”. Синоним – *аутофагоцитоз*. В 2016 г. Нобелевская премия была присуждена японскому учёному Ёсимори Осуми за разработку проблемы программируемой аутофагии.

\*В общих чертах процесс впервые был описан в 1960-х гг. Кристианом де Дювом из Рокфеллеровского университета, США (см. **Лизосомы**).

\*\*Например, повреждённая митохондрия может освобождать сигнальные молекулы, запускающие процесс апоптоза, а также оксиданты, повреждающие другие органеллы. И если это нервная клетка, то её гибель может привести к катастрофическим последствиям для организма.

\*\*\*Показано, что голод приводит к снижению числа старых иммунных клеток.

\*\*\*\*Следует отметить, что Природа, придумав какой-либо инструмент, старается его использовать в самых различных ситуациях (с философской точки зрения – это минимизация сущностей).

**Аутофагосомы.** От греч. *autos* – *сам*, *phagos* – *пожирающий* и *soma* – *тело*. Разновидность сферических бислойных мембранных глобул, в которых содержатся подлежащие уничтожению и утилизации компоненты самой клетки (см. **Фагофоры**). После образования такие глобулы сливаются с лизосомами с образованием *аутофаголизосом* (аутолизосом), переваривающих фрагменты выбракованных клеточных органелл (митохондрии, участки ЭПР). В клетках печени число таких лизосом резко возрастает при голодании или при введении *глюкагона*. При переходе клеток в состояние пролиферативного покоя также возрастает число аутофагических вакуолей. Наконец, макрофаги часто производят аутофагосомы, чтобы питаться частями себя, пока они путешествуют. Предполагается, что и метастазирующие клетки, чтобы

выжить, ведут себя подобным образом. Синонимы – *аутофаголизосомы, аутофагирующие вакуоли, цитолизосомы.*

**Аутофосфорилирование.** От греч. autos – *сам* и *фосфорилирование.* Процесс самофосфорилирования протеинкиназ (примером могут служить киназы, связанные с рецепторами). При этом фосфорилированию может подвергаться как сама молекула, содержащая каталитический сайт, так и в случае димерной молекулы киназы одна субъединица может фосфорилировать другую.

**Аутоцидный (аутосидный) метод.** От греч. autos – *сам* и лат. caedo (caedes) – *убийство, заклание.* Биологический способ борьбы с вредителями сельского хозяйства, заключающийся в применении стерильных особей (в основном самцов) способных к копуляции с самками. Особенно эффективен в тех случаях, когда самки копулируют только один раз.

**Аутэкология.** От англ. out – *вне* и *экология.* Раздел экологии, который изучает взаимоотношения представителей вида с окружающей средой. Определяет пределы устойчивости и предпочтения вида по отношению к различным экологическим факторам. Исследует воздействие среды на морфологию, физиологию и поведение организма. Устанавливает *преферендум* вида к определённой температуре и объясняет его локализацию в различных местообитаниях, географическое распространение, численность и степень активности (см. **Преферендум**).

**Ауэрбахово сплетение.** Скопление нервных клеток (ганглионарные скопления), тела которых расположены в мышечном слое желудочно-кишечного тракта. Входит в состав *энтеральной нервной системы,* регулирующей различные эффекторные системы. Функция – координация сокращений различных групп мышечных волокон, например, стенки желудка или кишечника (см. **Мейснерово сплетение**).

**Афазия.** От греч. частицы отрицания *a* и phasia – *речь* (phasis – *высказывание*). Буквально, “нет речи”. Нарушение, расстройство (дефект) речи, вызванное поражением речевых зон мозга (областей или центров речи) в результате травм мозга, инсультов или опухолей. Например, вследствие повреждения зоны Брока (в частности, афазия Брока)\* или зоны Вернике\*\*, аркуатного пучка (проводниковая афазия) (см. **Брока’ центр, Вернике центр, “Речевой ген” (“ген речи”)**)).

\*Неспособность понимать и строить фразы, кроме самых простых при сохранении восприятия смысла отдельных слов.

\*\*При повреждении зоны Вернике человек произносит длинные тирады бессмысленных сочетаний слов.

**Афакия.** От греч. частицы отрицания *a* и phakos – *чечевичка.* Отсутствие хрусталика в глазу.

**Афетальный.** От греч. частицы отрицания *a* и лат. fetus – *плод, приплод.* 1. Бесплодный. 2. Не относящийся к плоду.

**АФК (ROS\*).** Активные формы кислорода (оксиданты) – представляют собой наиболее часто встречающуюся форму свободных

радикалов – частиц с неспаренным (синглетным) электроном на внешнем уровне. Свободные радикалы\*\* – это побочные продукты многих биохимических реакций и, прежде всего, окислительных. В живых клетках митохондриями\*\*\* генерируются различные формы АФК, такие как супероксид анион (супероксидный радикал,  $O_2\bullet$ ), гидроксильный радикал (гидроксид радикал,  $OH\bullet$ , обладающий чрезвычайно высокой реакционной способностью) и, возможно, синглетный кислород ( $\uparrow O$ ), выполняющие разнообразные функции, в том числе и полезные (защитные) (см. **Митохондрии**). Согласно наиболее убедительной гипотезе старения, предложенной американским геронтологом (по первой профессии химиком) Денхамом Хартманом (Denham Hartman), ведущая роль в ослаблении жизненных функций организма с возрастом принадлежит именно АФК. Они окисляют различные биополимеры (ДНК, белки и, в первую очередь, мембранные липиды) и, кроме прямого токсического воздействия на клетки, запускают также процесс их *апоптоза* (см. **Апоптоз**). Однако недавно проведённые исследования на мышах и нематодах показали, что повышение содержания некоторых оксидантов коррелирует с увеличением продолжительности их жизни. По-видимому, оксиданты служат частью защитного механизма и в определённых случаях, образуясь в ответ на клеточные повреждения, посылают организму сигналы о необходимости включения систем репарации и эндогенных антиоксидантных белков. Если этот механизм верен, то образование свободных радикалов не причина возрастных повреждений, а их следствие. В таком случае применение антиоксидантов в виде соответствующих витаминных комплексов и пищевых добавок принесёт организму не пользу, а вред (см. **Антиоксиданты**). Хорошо известно, что по крайней мере у дрозофил и эlegantных нематод большинство мутаций, влияющих на продолжительность жизни, затрагивают гены, кодирующие антиоксидантные белки (см. также **Синдром Вернера**).

В процессе поглощения фагоцитирующими клетками бактерий происходит активация метаболического пути, получившего название “окислительный взрыв”, в норме приводящего к выбросу бактерицидных веществ, таких как супероксидный радикал и перекись водорода ( $H_2O_2$ ), которая наиболее токсична для бактерий, исключая бактерий, продуцирующих фермент каталазу, разрушающий перекись.

*\*Reactive oxygen species.*

\*\*Особенности строения электронной оболочки делают радикалы очень реакционноспособными и они взаимодействуют с очень многими соединениями в клетках (липидами мембран, белками) (см. **Кросс-линкинг**)..

\*\*\*В клетке могут появляться АФК, возникающие и вне митохондрий.

**Афлатоксины\***. Клеточные токсины, производные кумаринов, продуцируемые клетками плесневых грибов *аспергиллов*, которые

загрязняют бобовые и зерновые культуры (особенно часто арахис), при неправильном их хранении и транспортировке во влажной среде. Афлатоксины обладают гепатотропным канцерогенным действием и поражают печень многих видов позвоночных (от рыб, до птиц и млекопитающих). Потенциально опасны и для человека. Задолго до образования рака печени\*\* афлатоксин индуцирует в ней десятикратное увеличение синтеза холестерина.

\*Название получили от плесени *Aspergillus flavus*.

\*\*Показано, что эпоксид афлатоксина вызывает образование мутаций в гене-супрессоре опухолей *TP53*.

**Афотическая зона.** От греч. частицы отрицания *a* и *photos* – свет. Зона полной темноты в морской среде, начинающаяся с глубины 500 м.

**Афты.** От англ. *aphtha* < греч. *aphthai* – *поверхностные изъязвления*. Округлые поверхностные, часто покрытые серым или белым налётом язвочки слизистых оболочек, например, полости рта или влагалища (см. **Спру**).

**Афферентный.** От лат. *afferens* – *приносящий*. Двигающийся в направлении центра какой-либо системы. Так, афферентные пути проходят в задних и боковых столбах спинного мозга. Соответственно, *афферентные волокна* – волокна, проводящие импульсы от периферии к центральной нервной системе. Синонимы – *цетростремителный, приносящий* (о нервах, сосудах).

**Аффинитет.** От лат. *affinitas (affinitatis)* – *родство, тесная связь* (*affinis* – *смежный, соседний, родственный*). Свойство однотипных клеток узнавать друг друга и сохранять способность к адгезии с подобными себе клетками (так называемый *аффинитет в отношении адгезии*). В процессе эмбрионального развития нормальные *аффинитеты* между клетками обеспечивают нормальное перемещение тканей, нормальные взаимодействия клеток и нормальную их дифференцировку.

**Аффинность.** От лат. *affinis* – *родственный*. Сродство. Например, *аффинность* рецепторов к факторам роста достигает порядка  $10^{-9}$  –  $10^{-11}$  М.

**Ахалазия.** От греч. частицы отрицания *a* и *chalsis* – *ослабление* (англ. *slackening*). Нарушение расслабления мышечных сфинктеров (см. **Мегаэзофагус**).

**Ахилия.** От греч. частицы отрицания *a* и *chilia* – *сок*. Отсутствие желудочного сока или других пищеварительных секретов.

**Ахолия.** От греч. частицы отрицания *a* и *cholē* – *желчь*. Прекращение поступления желчи в двенадцатипёрстную кишку.

**Ахондроплазия (АСН).** От греч. частицы отрицания *a*, *chondros* – *хрящ* и *plasia* – *рыхлый, взрыхлённый* (*plasis* – *формирование*). Известное с древности врождённое заболевание, при котором наблюдается ограничение роста длинных трубчатых костей, возникающее как следствие нарушения развития хрящевой ткани (аномалия *проксимодистального* развития конечностей). Заболевание начинается внутриутробно и приводит к карликовости (средний рост взрослого больного равен 1,1–1,4 м)

и различным анатомическим порокам развития (выступающим лобным бугром, выраженному поясничному лордозу и некоторым другим менее важным дефектам). Другими словами, ахондроплазия – форма *хондродистрофии* с нарушением процесса *остеогенеза*, приводящая к карликовости, с короткими конечностями, но почти нормальными по размерам туловищем, шеей и головой. Болезнь характеризуется аутосомно-доминантным наследованием (доминантно-негативная форма) и во многих случаях возникает как результат *спонтанной мутации* в “горячей точке” в положении 1138 гена 3-го рецептора фактора роста фибробластов (FGFR3), приводящей к замене аргинина на глицин в 380 положении в молекуле рецепторного белка (см. “Горячая точка”). Следует отметить, что механизм возникновения заболевания остаётся неясным (см. **Синдром Мюнке, Танатофорная дисплазия**). Синоним – *ахондропластическая карликовость* (dwarfism).

У людей, страдающих *ахондроплазией*, уровень интеллекта может быть равен среднему показателю в популяции (вспомните шоумена по прозвищу Шкет), хотя часто встречается психическая отсталость.

**Ахроматиновый аппарат (ахроматическая фигура).** От греч. частицы отрицания *a* и *chroma* – *цвет*. Старый термин, отражающий слабую окрашиваемость этой клеточной структуры (в противоположность хромосомам). Состоит из “звезды” с лучами, расходящимися от центриоли и нитей веретена. Нити веретена представлены микротрубочками\*, диаметром ~250 Å, состоящими из белка тубулина, которые соединены с хромосомами при помощи кинетохоров (см. **Ахроматический, Кинетохор, Митотический аппарат, Центромера, Цитастер**). Синоним – *ахроматический аппарат*.

\*То, что это не нити, а трубочки было показано методом негативного контрастирования Андрэ и Тьери в 1964 г.

**Ахроматический.** От греч. частицы отрицания *a* и *chroma* – *цвет*. Буквально, *бесцветный*. Например, *ахроматическое* веретено (*ахроматиновый* аппарат) деления.

**Ацентрическая хромосома.** Хромосома, лишённая центромеры и теряющаяся в процессе митоза (см. **Центромера**). Синоним – *ацентрический фрагмент*.

**Ацентрический фрагмент.** Хромосома, лишённая центромеры и теряющаяся при митозе (см. **Центромера**).

**Ацетабулиформный.** От лат. *acetabulum* – *уксусница* (сосуд), где *acet* – *уксус* и *morphe* – *форма*. Имеющий блюдцевидную форму (форму ацетабулярии)\*.

\*Ацетабулярии – одноклеточные зелёные водоросли, тело которых имеет гигантские размеры (4–6 см), а по форме напоминает шляпочные грибы; у ацетабулярии есть шляпка-зонтик, ножка-стебелёк, в нижней части которой располагается ядро клетки, и базальные ризоиды, напоминающие толстые корни. В простых экспериментах

на ацетабуляриях Геммерлинг впервые показал значение для клетки ядра (взаимодействие цитоплазмы и ядра).

**Ацетил-КоА.** От лат. *acetum* – *уксус*. Высокоактивный эфир уксусной кислоты и коэнзима А (кофермента А). Важнейший метаболит клетки, участвующий в процессе биосинтеза жирных кислот и цикле трикарбоновых кислот (цикле Кребса). Синоним – *активный ацетат* (см. **Кофермент А**).

**Ацетилхолин.** Медиатор\*, участвующий в передаче нервного сигнала в синапсах, т. е. передающий возбуждение с нервного окончания на какой-либо эффекторный орган. За пределами ЦНС ацетилхолин – это нервно-мышечный возбуждающий медиатор. Например, у позвоночных животных передачу возбуждения с нервных окончаний (терминальных синапсов) на волокна поперечно-полосатых мышц осуществляет именно ацетилхолин. В ЦНС ацетилхолин представляет собой основной нейромодулятор (см. **Нейромодуляторы**). В синаптической щели ацетилхолин быстро инактивируется *ацетилхолинэстеразой*, которая расщепляет медиатор на *холин* и *ацетат* (см. **Физостигмин, Синапс, Мускарин**). Показано, что, чем выше содержание ацетилхолина, тем большее число своих рецепторов он активирует. Обнаружен белок *Lynx1\*\**, подавляющий активность рецепторов ацетилхолина.

\*От лат. *mediator* – *посредник*. Ацетилхолин – это первый из открытых до настоящего времени нейромедиаторов. Открыт при изучении нервно-мышечных синапсов у животных.

\*\*По своему действию белок похож на офидотоксины (кобротоксины) египетской кобры – белки змеиного яда, блокирующие холинергические (ацетилхолиновые) рецепторы или препятствующие открытию их ионных каналов. Подобной активностью обладает и другой змеиный яд бунгаротоксин (см. **Офидиотоксины**).

**Ацетификация.** От лат. *acetum* – *уксус* (“кислое вино”) и *facio* – *делаю*. Уксуснокислое брожение.

**Ацидоз.** От лат. *acidus* – *кислота* и *-osis* – *состояние, положение*. Состояние, характеризующееся абсолютным или относительным снижением количества щелочей в жидкостях тела (крови, лимфе, тканевой жидкости). Закисание жидкостей тела. Например, ацидоз при диабетической декомпенсации и кетозе, метаболический ацидоз, респираторный ацидоз. Наиболее эффективным методом терапии диабетического ацидоза при коме и предкоматозных состояниях (для восстановления клеточного метаболизма) является капельное введение (инфузия) гипертонического раствора глюкозы (10 %) в сочетании с инсулином быстрого действия и хлоридом калия (0,12 г/100 мл раствора). Этот метод эффективен также и при шоковых состояниях в кардиологической практике.

**Ацилдофамины.** Семейство сигнальных липидов, производных нейромедиатора дофамина и ацильных остатков жирных кислот, например,

олеиновой и арахидоновой (см. **Ацилирование**). Обнаружены в различных по уровню сложности организмах животных – от гидры до млекопитающих, включая человека. Ацилдофамины пока мало изучены. Известно, что они участвуют в передаче различной информации между клетками, в частности, могут запускать процессы апоптоза через вмешательство в системы окислительного метаболизма\*. В ЦНС они защищают нейрональные клетки от действия факторов, вызывающих дегенерацию, а также включены в процессы запоминания и процессы передачи болевых импульсов (см. **Липиды, Липидомика**).

\*Обнаружено также, что их цитотоксическое (апоптотическое) действие проявляется на опухолевых клетках ряда линий в системе *in vitro*.

**Ацилирование.** Процесс присоединения остатка жирной кислоты (*ацильной* группы). Так белки могут быть ацилированы путём присоединения миристиновой (C<sub>14</sub>) или пальмитиновой (C<sub>16</sub>) кислот.

**Ацинарные клетки.** От лат. *acinus* (*acinum*) – *ягода, гроздь*. Клетки, формирующие ацинусы, например, в поджелудочной железе, и синтезирующие пищеварительные ферменты (см. **Ацинус**).

**Ацинозный.** От лат. *acinous* (*acinose*) – *гроздевидный*, т. е. напоминающий по форме гроздь винограда. Термин относится к характеристике структуры эндокринных желёз

**Ацинус.** От лат. *acinus* (*acinum*) – *ягода, гроздь* (англ. *grape, berry* – *виноград, ягода*). Обычно *ацинус* – это концевой отдел экзокринных желёз (*аденомер*) или морфофункциональная единица лёгких в форме пузырька (лёгочные ацинусы), представленные терминальной бронхиолой и альвеолами с альвеолярными ходами. Ацинус паренхимы печени состоит из сегментов нескольких долек. Синоним – *портальная долька* (классическая долька печени) – участок паренхимы, из которого кровь вливается в центральную вену.

**Ашеб (acheb).** Сообщество эфемерных видов, развивающееся в пустынных областях в сезон дождей (см. **Эфемеры**).

**Аэренхима.** От греч. *аёр* – *воздух* и *enchyma* – *наполняющее*. Паренхима, содержащая обширные межклетники. Иначе, воздухоносная паренхима у растений, обитающих на заболоченных почвах.

**Аэробноз.** От греч. *аёр* – *воздух* и *bios* – *жизнь*. Существование организма в присутствии свободного кислорода.

**Аэробы.** От греч. *аёр* – *воздух* и *bios* – *жизнь*. Живые организмы, потребляющие кислород из окружающей среды (воды или воздуха).

**Аэропилярная система.** От греч. *аёр* – *воздух* и *pyle* – *ворота, вход*. Сложная сеть балок и перекладин, развивающаяся внутри хориона яйца у некоторых насекомых с *гидропилярным* аппаратом яйца (см. **Микропиле**).

**Аэросомы.** От греч. *аёр* – *воздух* и *soma* – *тело*. Газовые вакуоли, присутствующие в некоторых прокариотах.

**Аэротаксис.** От греч. *аёр* – *воздух* и *taxis* – *расположение по порядку*. Движение свободно перемещающихся микроорганизмов и низших

многоклеточных организмов, вызванное направленным источником кислорода (воздуха). В зависимости от направления движения к источнику воздуха аэротаксис может быть положительным или отрицательным (см. **Фототаксис**, **Хемотаксис**).

*“Почему мир такой огромный? Потому что он не отвергал ни одной песчинки”.*

## Б

*“Ни одно открытие в биологии не даёт окончательных результатов, а, наоборот, порождает новые, нерешённые проблемы”.*

А. Фрей-Висслинг.

**Бабблинг.** От англ. bubbling – *вскипание, пузырение* < bubble – *пузырёк воздуха*. Явление, обнаруженное с помощью метода микрокинематографии. Буквально, “вскипание”, “пузырение” клеточной поверхности – образование маленьких округлых пузырей цитоплазмы, которые быстро появляются и быстро исчезают, что и создаёт впечатление “вскипания”. Феномен “вскипания” цитоплазмы наблюдается в нормальных физиологических условиях в конце митоза, во время телофазы (вблизи границы раздела дочерних клеток). При патологии бабблинг характерен для одного из типов *агонии* клеток, когда клетка постепенно превращается в скопление округлых выступов (сферул), которые могут отделяться друг от друга и переходить в среду, окружающую клетку (см. **Сферулы**). Некоторые токсины, например стрихнин, могут вызывать внезапное “вскипание” клеточной поверхности без последующей гибели клетки (см. **Блеббинг**).

**Базальная ламина.** От греч. basi (basis) – *основание, основа, фундамент*. Тонкая слоистая фибриллярная структура внеклеточного матрикса (ВКМ), подстилающая слой эпителиальных клеток\* и обеспечивающая прочную связь эпителия с подлежащей соединительной тканью. Обуславливает поляризацию эпителия (см. **Полярность клеток**). Содержит белки внеклеточного матрикса – коллаген IV, ламинины, гепарансульфат-протеогликаны, перлекан и энтактин (всего около 20 различных белков) (см. **Ламинины**). В последнее время термин *базальная ламина* используется также для обозначения слоя ВКМ, находящегося в области нейромышечных контактов. Синоним – *базальная пластинка*.

\**Базальная ламина* состоит из трёх слоёв – области, непосредственно примыкающей к плазматической мембране эпителиальных клеток, называемой *прозрачная ламина* (lamina lucida, где лат. lucidus – *прозрачный, яркий*) и нижележащей области *плотной ламинины* (lamina densa). За плотной ламининой лежит слой ретикулярной ламинины, и эти три

слоя в совокупности иногда называют *базальной мембраной* (см. **Базальная мембрана**).

**Базальная мембрана.** От греч. basi (basis) – *основание, основа* и лат. membrana – *кожища*. Тонкий вставочный фибриллярный слой между эпителием и соединительной тканью. Синонимы – *базилемма, базальная ламина*.

**Базальное тело\***. От греч. basis – *основание, основа, фундамент*. Структура, располагающаяся в основании ундулиподий (ресничек и жгутиков) и идентичная центриоли. Функционирует как центр формирования девятипарных микротрубочек ресничек и жгутиков (см. **Ундулиподии**).

\*Базальное тельце бактерий устроено совершенно по-другому, чем базальное тело эукариот. В своём составе оно содержит около 12 различных белков. Отличается и принцип движения жгутиков, в основе которого лежит вращение базального тельца (S- и M-дисков вокруг своей оси в плоскости плазматической мембраны). При этом скорость вращения жгутика может быть очень большой (от 300 до 6000 об/мин).

**Базальный.** От греч. basi (basis) – *основание, основа, фундамент*. Буквально, *основной, основной* (нижний) (англ. basic). 1. В анатомии, расположенный у основания пирамидального органа. 2. В физиологии, термин, обозначающий минимально возможный уровень (активности, секреции, концентрации). Например, *базальный* уровень секреции эндокринных желёз, *базальный* уровень инсулина (в отличие от *прандиального* уровня). 3. В клеточной биологии, *базальная пластинка*, представляющая собой тонкий слой внеклеточного матрикса, отделяющий (точнее, связующий) эпителиальные клетки (пласты клеток) от соединительной ткани. Базальная поверхность клетки – поверхность клетки, лежащая на базальной мембране (пластинке) (см. **Базальная ламина**).

**Базальные ядра.** От греч. basi (basis) – *основание, основа, фундамент* (basikos – *основной*). Глубинные, более примитивные структуры мозга, лежащие в *основании мозга\** (подкорковые структуры, располагающиеся вблизи (снаружи) каждой половины таламуса), представляющие собой скопления нейронов, формирующих щитовидную структуру с каналами, называемую *скорлупой*, и образование, называемое *хвостатым ядром*. Ядра работают независимо друг от друга, и во многих из них экспрессируется свой набор генов, который, в отличие от коры головного мозга, характеризуется своеобразной “какофонией”. Эти структуры участвуют в контроле желаний (даже запретных и тайных), а также эмоциональных и двигательных реакций. Наряду с миндалевидным телом (*миндалиной, amygdala*), базальные ядра в буквальном смысле “руководят” нашим поведением (особенно стереотипным\*\*) и психофизическими реакциями (страстями), возникающими при стрессе. Возможно, эти структуры мозга участвуют и в процессах обучения.

\*Откуда и возникло название этих структур.

\*\*Показано, что выработка у сотрудников спецслужб автоматических реакций (автоматизм), направленных на выживание в чрезвычайных ситуациях, связана с активностью базальных ядер.

**Базальный лабиринт.** От греч. basi (basis) – *основание, основа* (basikos – *основной*). Глубокие извитые впячивания плазматической мембраны, характерные, например, для клеток, выстилающих почечные канальцы. Увеличивают площадь поверхности клетки и обеспечивают её секреторную функцию.

**Базедова болезнь.** Аутоиммунное, генетически обусловленное заболевание, основными клиническими признаками которого являются: увеличение щитовидной железы (*базедовический зоб*), сопровождающееся гиперпродукцией тиреоидных гормонов (*гипертиреоз*), пучеглазие (*экзофтальм*), тахикардия, повышенная температура тела, крайняя раздражительность и исхудание на фоне повышенного потребления пищи. Заболевание было описано в 1840 г. немецким врачом Карлом Базедовым (1799–1854гг.). Увеличение содержания тиреоидных гормонов может достигать концентраций, вызывающих токсические эффекты. Отсюда болезнь называют также *тиреотоксикозом*. Генетический дефект при этом заболевании обуславливает дефицит клеток Т-супрессоров. Тиреоидстимулирующие антитела (АТ), воздействуя на ТТГ-рецепторы\* клеток щитовидной железы, вызывают гиперпродукцию тиреоидных гормонов и рост (гиперплазию) железистой ткани в виде диффузного зоба (*струмы*), или в виде автономных “горячих” узлов (*узловой зоб*). Синонимы – *Болезнь Грейвса, тиреотоксикоз, гипертиреоз, диффузный токсический зоб*.

\*Рецепторы, связывающие тиреотропный гормон.

**Базигамия.** От греч. basi (basis) – *основание*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Проникновение пыльцевой трубки в нуцеллусс при оплодотворении через основание семяпочки (халазу). Синоним – *халазогамия*.

**Базиген.** От греч. basi (basis) – *основание, основа* (basikos – *основной*) и *ген*. Нормальный (дикий) аллель из серии множественных аллелей.

**Базиллярный.** От греч. basi (basis) – *основание, основа* (basikos – *основной*). В анатомии, относящийся к основанию пирамидальной или расширяющейся структуры.

**Базидии.** От греч. basidion – *небольшое основание, фундамент*. Органы полового спороношения у высших грибов (базидиомицетов). Представляют собой одноклеточные цилиндрические структуры, внутри которых обычно развиваются четыре споры (*базидиоспоры*). В зависимости от строения различают несколько типов базидий: *гетеробазидия, холобазидия* и *фрагмобазидия (телиобазидия)*. В базидии происходит слияние ядер дикариона и образование диплоидного ядра, которое затем редукционно делится, образуя 2–4 базидиоспоры. Базидии

гомологичны аскам (сумкам), только базидиоспоры, в отличие от аскоспор, находятся не внутри сумки, а отделяются от базидия кнаружи.

**Базидиомицеты.** От греч. basidion – *небольшое основание, фундамент* и mykes (myketos) – *гриб*. Класс грибов, имеющих специальные органы полового размножения – *базидии*, на которых развиваются споры. К базидиомицетам относятся шляпные грибы, трутовики, головнёвые, ржавчинные и др. грибы. Синоним – *базидиальные грибы*.

**Базипетальность.** От греч. basi (basis) – *основание* и лат. peto – *стремлюсь*. Направление в развитие боковых органов побега от вершины к основанию.

**Базофилы.** От греч. basi (basis) – *основание, основа* и philia – *склонность* (phileo – *люблю*) Полиморфноядерные лейкоциты, в цитоплазме которых обильно присутствуют крупные метакроматические гранулы, содержащие *гистамин* и *гепарин* и окрашивающиеся основными красителями, откуда и получили своё название\*. Составляют 0,5–1 % всех лейкоцитов крови. Обычный диаметр клеток в сухом мазке равняется 7–11 мкм. Время пребывания в кровеносном русле в среднем 12 ч. Базофилы способны также выбрасывать в окружающую ткань *лейкотриены, простагландины, интерлейкины, нейтральные протеазы и фактор активации тромбоцитов*, который стимулирует агрегацию тромбоцитов и высвобождение серотонина (см. **Фактор активации тромбоцитов**). На клеточной поверхности несут специфические рецепторы, связывающие иммуноглобулины IgE. Ответственны за развитие аллергических реакций (покраснение кожи, сыпь, зуд, спазм бронхов) при действии аллергенов, например, пыльцы при *полинозе*. Обладают незначительной способностью к фагоцитозу. Наконец, базофилы блокируют распространение по телу попавших в организм ядов насекомых и животных (см. **Полиноз, Хиломикроны**). Синонимы – *базофильные гранулоциты, базофильные лейкоциты, тучные лейкоциты*.

\*Гистамин высвобождается при аллергических реакциях (например, в случае полиноза – сенной лихорадки). Гепарин служит активатором сывороточного липазного комплекса (*просветляющего фактора*), осуществляющего липолиз.

**Байера контакты.** Название, данное особым “зонам слипания” между внутренней и наружной мембранами у грамотрицательных бактерий. Считается, что у прокариот латеральная диффузия через зоны контактов Байера обеспечивает внутримембранную коммуникацию и транспорт.

**Байндеры.** От англ. binder – *то, что способно связывать*. Молекулы-связыватели – прежде всего, молекулы антител (иммуноглобулинов), специфически связывающие антигены и обеспечивающие в естественных условиях гуморальный иммунитет. Жаргонный термин, использующийся в иммунологии и технике моноклональных антител.

**БАК-белок.** Аббревиатура (акроним) от понятия “бактериальный активатор катаболизма”. Димерный белок, активирующий совместно с цАМФ (сАМР) *катаболическую активность бактерий* (их катаболические (катаболитные) гены). Является элементом позитивного контроля для чувствительных к глюкозе оперонов у бактерий. Комплекс БАК-белок/цАМФ, связанный с промотором *Lac*-оперона, действует как позитивный регулятор, активирующий транскрипцию. Синоним – белок, активатор катаболитных генов (САР-белок – акроним от англ. “catabolite gene activator protein”).

**Бактериальные биоплёнки (англ. biofilms).** 1. Многоклеточные бактериальные сообщества (своеобразные трёхмерные покровы на различных субстратах, состоящие из бактерий, погружённых в слизистый матрикс, или слизистую субстанцию\*). Образуются родственными (например, *Pseudomonas aeruginosa* или *P. fluorescens*\*\*\*) и другими бактериями, сообщества которых отграничены от внешнего мира дополнительными оболочками, внутри которых клетки взаимодействуют между собой, приобретая определённую специализацию. В биоплёнках бактерии синтезируют новые белки (включая адгезины), позволяющие им прикрепляться к субстрату, а вся колония проходит несколько стадий развития, на каждой из которых бактерии вырабатывают новые наборы белков. Бактерии в биоплёнках устойчивы к воздействию различных антибиотиков и бактериальных токсинов. Кроме того, они “общаются” друг с другом с помощью химических сигналов и делятся питательными веществами. Образование биоплёнок – это стратегия выживания, при которой бактериальные сообщества жертвуют внешними слоями клеток, защищая внутренние. В организме человека бактерии в основном существуют в виде бактериальных плёнок\*\*\*, внутри которых не способны проникать большинство применяемых в клинической практике антибиотиков, и микроорганизмы внутри биоплёнок остаются интактными (это один из распространённых способов создания резистентности к антибиотикам, которая в биоплёнках возрастает в десятки тысяч раз по сравнению с одиночными бактериями!). В результате формируются хронические очаги инфекции и воспаления (например, при хронических риносинуситах или простатитах). Пробиотики в микробиоте кишечника также создают биоплёнки. 2. Низшие эукариоты, к которым относятся дрожжи, также могут формировать устойчивые биоплёнки.

\*В биоплёнках клетки плотно прилегают друг к другу и совместно вырабатывают защитный слизистый матрикс. Этот матрикс состоит из длинных цепочек полисахаридов, специальных белков и ДНК, и образует прочный каркас, поддерживающий и защищающий бактерии. Установлено, что в инфицированном организме сигнальными молекулами, стимулирующими образование биоплёнок, являются *ацил-гомосеринлактоны*, выделяемые опасными грамотрицательными бактериями.

\*\*Показано, что для образования этими почвенными бактериями биоплёнки требуется активность 24 генов.

\*\*\*Считается, что 80 % бактерий, вызывающих известные инфекционные заболевания, в заражённом организме образуют биоплёнки.

**Бактериальные токсины.** От греч. *bakteria* – палочка и *toxikon* – яд. Ядовитые белки – продукты обмена веществ, выделяемые некоторыми видами бактерий. Так, грамотрицательные бактерии продуцируют семейство токсинов RTX (от англ. repeats in toxins – повторы в токсинах\*), которые делятся на две категории: *гемолизины* и *лейкотоксины*.

\*Токсины семейства RTX – продукты 4-х генов *rtxC*, *rtxA*, *rtxB* и *rtxD* (расположены в порядке транскрипции). Ген *rtxA* кодирует тандемно повторяющийся (6–40 раз) нонапептид, который посттрансляционно модифицируется ацилированием с помощью продукта гена *rtxC* и секретируется при участии продуктов генов *rtxB* и *rtxD*.

*Бактерия всегда сирота, поскольку всегда существует только одно поколение клеток.*

**Бактерии.** От греч. *bakteria* – палочка (лат. *bacillum* – палочка, *baculum* – палка, посох, трость). Одноклеточные безъядерные микроорганизмы\*, линейные размеры которых находятся в пределах 1 порядка мкм (0,2–5 мкм), относящиеся к надцарству *прокариотов*. По форме клетки бактерий делятся на *бациллы*, *кокки* и *спирохеты* (спириллы). При этом кокки отличаются способностью образовывать различные клеточные группировки (*диплококки*, *стрептококки*, *стафилококки*). Бактерии составляют отдельную большую группу самостоятельных организмов, включающую *эубактерии* (бактерии) и *археи*, мир которых ошеломительно многообразен. Многие из них живут в самых примитивных или экстремальных для жизни условиях, нуждаясь для роста и размножения лишь в ограниченном числе простейших молекул, содержащих химические элементы, входящие в состав живых организмов. Бактерии вездесущи, они обитают не только во внешней среде, но и внутри многоклеточных организмов (достаточно вспомнить нашу кишечную микрофлору, а также бактерии, вызывающие многие заразные заболевания). Правильнее сказать, что макроорганизмы живут внутри мира микроорганизмов. Ещё правильнее – что жизнь макроорганизмов целиком и полностью зависит от микроскопических организмов, поскольку последние играют фундаментальную роль в общем балансе биосферы, участвуя в постоянном кругообороте азота и углерода между органической материей и атмосферой (см. **Прокариоты, Микробиом**).

Бактериальные плазматические мембраны, в отличие от плазматических мембран эукариотических клеток, заряжены отрицательно, так как содержат анионные фосфолипиды. В бактериальных мембранах присутствует липид, получивший название *липид-2* (см. **Липид-2, Эукариоты**).

У бактерий есть ещё одно удивительное свойство – они бессмертны! Недавно в мёрзлом грунте Мамонтовой горы в Якутии были обнаружены жизнеспособные палеобактерии, которые были заморожены сотни тысяч лет назад. Они даже получили образное название “бациллы бессмертия”. Мыши, которым вводили сыворотку, приготовленную из этих бактерий, жили на 1/3 дольше обычного!?

\*Мир бактерий был открыт в конце XVII века нидерландским натуралистом-самоучкой Антони ван Левенгуком (Leeuwenhoek, 1632–1723). Много позднее, в конце XIX века, огромное количество бактерий, различающихся по форме, размерам и функциям, были открыты основоположниками современной микробиологии и эпидемиологии Луи Пастером (1822–1895), Фердинандом Коном (1828–1898) и Робертом Кохом (1843–1910) (см. **Триада Коха**). Считается, что в настоящее время известны не более 5–10 % видов бактерий. То же самое можно сказать и о вирусах.

Большинство организмов, живущих, или когда-либо существовавших на Земле, относятся к микробам. Именно они первыми освоили непростую науку жить, превратив её в высшее искусство приспособления. Именно они заселили всевозможные уголки планеты – от океанских глубин и толщ ледников до высокогорных вершин, процветая уже более трёх миллиардов лет, а может быть и дольше (в 2017 г. были опубликованы косвенные химические данные, говорящие о том, что древнейшие бактерии уже вышли из водной среды на сушу 3,2 млрд. лет назад!). Возможно, древнейшими из живущих в настоящее время организмов являются *метаногены* (порядка *Methanosarcinales*), не зависящие от солнечной энергии обитатели гидротермальных источников, обнаруженных в геологических системах типа Лост-Сити (Lost-City – “Потерянный город”) на дне Атлантического океана.

\*Основоположник геохимии, биогеохимии и радиогеологии, космист В. И. Вернадский (1863–1945) образно назвал вездесущий мир невидимок “всеядным”.

**Бактериовиридин.** От греч. *bakteria* – палочка и лат. *virido* (*viridis*) – *зеленеть*. Зелёный пигмент фотосинтезирующих зелёных и пурпурных бактерий. Синоним – *бактериохлорофилл*.

**Бактериородопсин.** От греч. *bakteria* – палочка, лат. *rhodon* – *роза* и *opsin* (от *opse* – *поздний* и *protein* – *белок*) – *белковая часть родопсина*. Недиффундирующий (закреплённый) интегральный белок, содержащийся в пурпурных клеточных мембранах у некоторых видов светочувствительных *галофильных* бактерий (например, бактериородопсин содержится в пурпурной\* мембране галофильной бактерии *Halobacterium halobium*, относящейся к археям). Бактериородопсин по своей структуре сходен с *родопсином*. Относится к “зигзагообразным” (“серпантинным”) белкам, пересекающим мембрану 7 раз. Содержит ретинальную группу и играет роль активируемого светом протонного канала, проходящего через пурпурную мембрану (т. е. представляет собой своеобразный

протонный насос, выкачивающий из клетки через плазматическую мембрану ионы водорода, благодаря поглощению квантов света, что сопровождается реакциями сопряжённого синтеза АТФ).

Поскольку родопсин напрямую преобразует световую энергию в энергию химических связей, его образно называют “генератором ионных токов”, или “солнечной батареей”.

**\*Пурпура.** От лат. *purpura* < греч. *porphyreos* – *тёмно-красный цвет с фиолетовым оттенком.*

**Бактериостатики.** От греч. *bakteria* – *палочка* и *states* – *стоящий*. Вещества природного и синтетического происхождения, подавляющие размножение бактерий.

**Бактериофаги\*.** От греч. *bakteria* – *палочка* и *phagos* – *пожирать* (буквально, “пожиратели бактерий”. Вирусы бактерий, лизирующие (разрушающие) бактериальные клетки, поэтому были обнаружены как “литические агенты”. Размеры бактериофагов сильно варьируют; от мельчайшего фага Q $\beta$ , содержащего одну молекулу РНК, длиной 350 нуклеотидов и кодирующую всего три полипептида, до Т-фагов *Escherichia coli*, геном которых содержит около 100 тысяч пар нуклеотидов и может вместить более 100 генов. Бактериофаги устроены сложнее, чем вирусы животных, проникающие внутрь клетки-хозяина целиком (см. **Вирусы**). Они обладают специальными приспособлениями для впрыскивания нуклеиновой кислоты внутрь бактериальной клетки и морфологически состоят из *головки, шейки и хвостовых нитей* (существуют и бесхвостые нитевидные фаги), которые собираются независимо друг от друга, а затем объединяются, образуя зрелую фаговую частицу. Фаги в бактериальной клетке могут находиться в двух альтернативных формах: 1. В латентной форме, когда фаговая хромосома встраивается в хозяйскую хромосому – форма *профага* (см. **Профаг**). Это явление называется *лизогенией* (лизогенная форма). Лизогенная бактерия пассивно реплицирует профаг и передаёт тем самым его дочерним клеткам. 2. Литическая форма, когда в заражённой клетке интенсивно реплицируются фаговые частицы (до 100 частиц на клетку), в конце концов, разрушая (лизируя) бактерию (литический цикл). Лизогенная форма индуцибельна и переходит в литическую под действием различных внешних условий, повреждающих ДНК клетки, например, УФ (см. **SOS-ответ**). Синоним – *фаги*.

\*Самые многочисленные “существа” на Земле. Десятки и сотни миллионов фаговых частиц содержится в 1 г. воды или в 1 см<sup>3</sup> почвы и, естественно, во всех живых организмах – обиталищах бактерий. Считается, что каждые двое суток бактериофаги убивают 50 % бактерий, населяющих наше тело. Бактериофаги были описаны почти одновременно в Англии и Франции в 1915 г. Фридериком Туортом (F. Twort, 1877–1950) и Феликсом Д’ Эреллем (F. d’ Herelle, 1873–1949), который и предложил в 1917 г. название этих вирусов. Первым, наиболее хорошо изученным бактериофагом, был бактериальный вирус, разрушающий клетки обычной

кишечной палочки *Escherichia coli*, и названный  $\lambda$ -фагом. В 1953 г. вирусологи из Пастеровского института во главе с Андре Львовым (А. Lwoff, 1902–1994) обнаружили удивительное свойство у одного из штаммов *E. coli*: после облучения бактерий умеренной дозой УФ они перестают расти и примерно через 1,5 ч разрушаются (лизуются), освобождая в культуральную среду вирусные частицы, которым и дали название  *$\lambda$ -фаги*. Открытие индукции лизогении с помощью облучения бактерий умеренными дозами УФ-света позволило Андре Львову, Франсуа Жакобу и Жаку Моне предположить, что фаг может находиться в бактериях в латентной форме и активироваться облучением. Эти учёные поняли, что такая система является хорошей моделью для изучения важнейшего биологического процесса “включения” и “выключения” генов. Известны и другие фаги, способные не только к литической инфекции, но и к индуцибельной лизогении (см. **Лизогения, Умеренные фаги**).

В настоящее время бактериофаги рассматриваются как перспективные антибиотические агенты с заведомыми преимуществами: 1. Обладают высокой специфичностью действия. 2. Являются “экспоненциальными терапевтическими агентами” – сами размножаются, пока есть бактерии-хозяева. Так, например, определённый вид бактериофагов, выделенных из морской воды, успешно используют для выращивания омаров, избавляя их от вредоносных бактерий. Следует отметить, что в “хвостах” бактериофагов содержатся лизоцимоподобные ферменты (см. **Лизины**).

**Бактериохлорофиллы.** От греч. *bakteria* – палочка и *хлорофилл*. Обширное семейство пигментов зелёного цвета, молекулы которых связаны с белками фотосинтетического аппарата, обнаруженное у не образующих кислород (аноксигенных) фототрофных бактерий\*. Содержат сопряжённую систему чередующихся одинарных и двойных связей, благодаря чему они способны поглощать и передавать световую энергию. Представляют собой циклические тетрапирролы с дополнительным изоциклическим кольцом, в которое замыкается боковая цепь, представленная в виде остатка пропионовой кислоты. Обнаружено 6 основных видов бактериохлорофиллов, обозначаемых буквами *a, b, c, d, e, g*, и различающихся по химическому строению и спектральным свойствам.

\*Например, в пурпурных эубактериях, способных осуществлять бескислородный фотосинтез, содержатся бактериохлорофиллы.

**Бактериоценоз.** От греч. *bakteria* – палочка и греч. *koinos* – общий. Бактериальное сообщество, например, нормальная микрофлора кишечника. Синоним – *микробиоценоз*.

**Бактериоциды.** От греч. *bakteria* – палочка и *caedere* – убивать. Химические соединения, убивающие бактерии. Могут быть природными антибиотиками или синтетическими препаратами. Бактериоцидные препараты особенно важны при лечении инфекций у пациентов

с ограниченным фагоцитозом (сниженное количество полиморфноядерных лейкоцитов; меньше 500 клеток/мкл) (см. **Бактериоцины**).

**Бактериоциногения.** От греч. *bakteria* – палочка, *caedere* – убивать, греч. *genan* – порождать и *-ia* – условия. Способность бактерий производить бактериоцины.

**Бактериоцины.** От греч. *bakteria* – палочка, *caedere* – убивать и *protein* – белок. 1. Бактериальные термостабильные белки, находящиеся под контролем плазмид\* и действующие летально на бактерии аналогичного или очень близкого вида (вызывают гибель чувствительных клеток без их лизиса). Название *бактериоцина* определяется видовым наименованием микроорганизма-продуцента, например, колицин продуцируют *E. coli* (см. **Колицины, Микроцины**), церезин – *Vac. cereus*, пестицин – *E. pestis*, пневмоцин – *Kl. pneumoniae*. 2. Интактные и дефектные бактериофаги, обладающие свойствами бактериоцинов. Могут формировать *рапидосомы* или R-частицы (так называемые “светопреломляющие тельца”) (см. **Рапидосомы**).

\*Такие плазмиды называют *бактериоциногенными* (или плазмиды *бактериоциногенности*). Например, у *E. coli* обнаружены колициногенные плазмиды (их ещё называют *колициногенными факторами*).

**Бактериоциты.** От греч. *bakteria* – палочка и *kytos* – клетка. Название, данное высокоспециализированным клеткам, находящимся в полости тела у гороховой тли, цитоплазма которых буквально забита облигатными *эндосимбионтами* – бактериями, относящимися к виду *Buchnera* (из *Proteobacterium*). В природе каждая особь тли инфицирована этими бактериями, синтезирующими, по-видимому, для насекомого незаменимые аминокислоты и какие-то ещё не идентифицированные метаболиты\*. Связано это с тем, что тли питаются растительными соками, бедными аминокислотами.

**Бактероидная ткань.** От греч. *bakteria* – палочка и *eidos* – сходство, вид. Внутренняя опухолевая ткань клубеньков на корнях у бобовых растений, содержащая скопления усваивающих азот бактерий (клубеньковых бактерий), например, *Bacillus radicolica*. Возникает за счёт активной пролиферации клеток перицикла и флоэмной паренхимы.

**Бактероиды.** От греч. *bakteria* – палочка и греч. *eidos* – сходство, вид. Инфекционные симбиотические формы клубеньковых бактерий рода *Rhizobium*\* у бобовых растений, представленные очень большими клетками (в 10–40 раз крупнее обычных). Формируют нити, пронизывающие ткани корня. Каждому виду бобовых присущи свои виды бактерий и на корнях других растений они не обитают. Благодаря очень сложным обменным процессам, используя особую форму гемоглобина и молибден, *Rhizobium* могут фиксировать атмосферный азот и делятся им с растениями, которые, в свою очередь, поставляют клубеньковым бактериям глюкоиды (сахара).

\*От греч. *rhiza* – корень и *bios* – жизнь (буквально, *жизнь на корне*).

**Бакулус.** От лат. *baculus (bakulum)* – *палка, посох*. 1. В зоологии, желобовидное костное образование мужского копулятивного органа (пениса) у некоторых животных (моржа, медведя, приматов). Обеспечивает постоянную готовность самцов к спариванию. Предки человека утратили эту кость, поскольку спаривание приобрело выраженный селективный характер. Синонимы – *приапозная кость, os penis*. 2. В ботанике, столбик, а в палинологии – столбчатый вырост экзины пыльцевого зерна (*baculate, baculiform* – *столбчатый*).

**Балансирующий отбор.** От фр. *balance* – *равновесие, баланс, весы*. Процесс, при котором в популяции сохраняется несколько вариантов одного и того же гена

**Баллисты.** От фр. *balliste* – *метательное орудие* < греч. *ballo* – *бросаю*. Растения, имеющие морфологические приспособления, позволяющие семенам выбрасываться с силой из созревших плодов. Механизм выброса чаще связан с повышением тургорного давления в живых клетках. Классический пример – “бешеный” огурец. У других представителей *баллист* напряжение может возрастать в мёртвых клетках плода, что приводит, например, к скручиванию створок зрелого боба, отбрасывающих семена на большое расстояние.

**Банкирование.** От слова *банк* < итал. *banco* – *скамья, лавка*. Термин используется в области клеточных технологий для обозначения процесса длительного хранения клеток, в том числе стволовых, или другого биологического материала (яйцеклеток, спермы) в замороженном состоянии в криостатах или сосудах Дьюара\* при температуре жидкого азота (–196 С°) с применением веществ криопротекторов\*\*.

\*По имени английского физика и химика Джеймса Дьюара (Dewar, 1842–1923), который изобрёл теплоизолирующий сосуд для хранения жидких газов.

\*\*Компоненты питательной среды, препятствующие образованию крупных кристаллов льда, повреждающих клетки. К ним относятся глицерин, диметилсульфоксид (DMSO), сахароза, сыворотка крови.

**“Барабанные палочки”.** Внеядерный половой хроматин, наблюдаемый в интерфазных ядрах в виде характерных по форме образований (“головок” диаметром 1-2 мкм, соединённых с одним из сегментов ядра тонкими хроматиновыми мостиками)\*. Встречаются в гранулоцитах у женщин (по меньшей мере, в 15 из 1000 клеток), и по ним можно определить половую принадлежность клеток. Половой хроматин может быть представлен и в виде так называемого “узелка” (см. **Лайонизация, Х-инактивация, Половой хроматин**).

\*В отличие от телец Барра, локализованных в ядре.

**Барорецепторы.** От греч. *baros* – *тяжесть* и *рецепторы*. 1. Рецепторы сосудов, воспринимающие давление крови на сосудистую стенку. 2. Кожные рецепторы, воспринимающие давление и вибрацию – тельца Фатера-Пачини.

**Баротравма.** От греч. baros – *тяжесть* и trauma – *рана, травма*. Повреждение внутренних органов, возникающее при резком перепаде атмосферного давления.

**Барохория.** От греч. baros – *тяжесть* (barys – *тяжёлый*), choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Наиболее простая разновидность *автохории*, при которой тяжёлые созревшие семена и плоды распространяются под действием силы тяжести (простой опад на землю). В дальнейшем могут разноситься водой или животными.

**Барраж.** От фр. barrage (нем. Barrage) – *заграждение*. Один из типов несовместимости у грибов – антагонизм мицелиев у разных штаммов аскомицетов *Podospora anserina*, выражающийся во взаимном торможении роста мицелиев, как только расстояние между их гифами достигает нескольких миллиметров. Синоним – *аверсия\** гифов.

\*От фр. aversia – *отвращение*.

**Бартолиневы (бартолиновые) железы.** Крупные (около 1,5–2 см) парные слизистые железы преддверия влагалища у женщин (расположены в толще больших половых губ), ответственные за увлажнение (любрикацию) входа во влагалище во время полового акта\*.

\*Впервые были описаны в 1698 г. английским врачом Купером и ошибочно названы в честь анатома К. Бартолина, представителя известной английской врачебной династии XVI–XVIII вв.

**Барьер Вейсмана.** Теоретическое предположение, сделанное в 1885 г. немецким биологом Августом Вейсманом, о существовании между соматическими и половыми клетками своеобразного тканевого барьера, защищающего половые клетки от любого влияния сомы (любых изменений в клетках тела). Другими словами, мутации, возникающие в клетках тела (приобретённые соматические модификации), никогда не передаются\* в клетки зародышевой линии (генеративные или репродуктивные клетки), т. е. не наследуются. В настоящее время доказана проницаемость барьера, по крайней мере, в отношении приобретённой иммунокомпетентности.

\*В подтверждение обычно ссылаются на тот факт, что древнейшая иудейская традиция обрезания (циркумцизия) не привела к рождению мальчиков без крайней плоти. Кроме того, широко известна работа самого Вейсмана, в которой он показал, что отрубание хвостов у крысят во многих поколениях не приводит к появлению бесхвостого потомства.

**Бастард.** От нем. Bastard < ст. фр. bastarde – *ублюдок* (внебрачный сын). 1. В генетике – гибрид, помесь, метис от межвидового или межродового скрещивания. 2. В ботанике – отпрыск (например, корневой).

**Бациллин.** От нем. Bazillus < лат. bacillus – *палочка* и греч. lysis – *распад*. Антибиотик, продуцируемый бактериями вида *Bacillus subtilis*.

**Бацитрацин.** От лат. bacillum – *палочка* и citro (citer) – *с той и с другой стороны*. Полипептидный антибиотик местного применения, обладающий антибактериальным действием против некоторых

грамположительных микробных палочек, гемолитического стрептококка и стафилококка. Подавляет дефосфорилирование ундекапренолфосфата, образуя  $Mg^{2+}$ -зависимый комплекс с undec-P-P-фосфатазой в плазматической мембране. Выделен из клеток культур *Bacillus licheniformis*.

**Бделлины.** От лат. bdella – *пиявка\**. Ингибиторы протеаз, содержащиеся в слюне пиявки. Препятствуют быстрой пролиферации бактерий эндосимбионтов пиявки – “пиявочных бактерий” (первоначально названных *Bacillus hirudinis*, в действительности *Acromonas hydrophila*, обитающих в “желудковой кишке” пиявки и относящихся к факультативным анаэробам). *Бделлины*, наряду с *эглинами*, относятся к *бактериостатикам*.

\*Буквально, *пьющая* (пиявица).

**Бделлотерапия.** От греч. bdella – *пиявка*. Медицинский термин, обозначающий способ лечения ряда заболеваний с помощью медицинских пиявок (*Hirudo medicinalis*, англ. leech, blood-sucking worm) – кровососущих водяных кольчатых червей рода *Hirudo*. Синоним – *гирудотерапия*.

**Беккросс.** От англ. back cross – *возвратное скрещивание* (см. **Возвратное скрещивание**).

**Белки.** Важнейшие макромолекулярные компоненты живых организмов, в основе которых лежат полипептидные молекулы (полиаминокислотные гетерополимерные цепи), образующие сложные и разнообразные пространственные структуры (структуры со сложной архитектурой). Белок может состоять из одной или из нескольких полипептидных молекул, а также включать дополнительные небелковые группы. Белки в организме формируют структуры клеток и межклеточного вещества, а также обеспечивают протекание метаболических реакций, лежащих в основе процессов жизнедеятельности (белки-ферменты, белки-регуляторы, белки-переносчики веществ и т. д.). В состав природных белков входят 20 различных канонических аминокислот, последовательность которых формирует *первичную структуру* белка и зачастую определяет конформации следующих уровней укладки цепи. Полипептидные цепочки в белках часто образуют две разновидности повторяющихся упорядоченных *вторичных структур* (иначе, типовых паттернов укладки) –  $\alpha$ -спираль и  $\beta$ -складчатый слой (зигзагообразная вытянутая структура)\*, которые поддерживаются водородными связями. Для белков очень важна их внутренняя упорядоченная трёхмерная структура, от которой зависит их функция\*\*. Обнаружен удивительный консерватизм трёхмерной структуры белков. В процессе эволюции она изменяется не так быстро, как первичная последовательность кодирующих их генов\*\*\*. Однако есть белки (их примерно 10%), которые не имеют чёткой структуры, а приобретают её только при взаимодействии с другими молекулами. Такие белки называют *внутренне неупорядоченными*; к ним относятся, например, интегральные мембранные белки и белки, функцией

которых является узнавание различных биологических объектов. Не у всех белков функциональность детерминируется их генами. Исключение составляют белки, содержащие небелковые (простетические) группы, а также несущие ионы металлов ( $Fe^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$ ). Белки бывают не только белыми по цвету (как например, *овальбумин* – белок куриного яйца), но и цветными, т. е. могут иметь окраску. Названия неактивных форм белков (ферментов) в своём составе имеют корень “ген” (от греч. глагола *генап* – *порождать*), например, *фибриноген* – растворимая форма белка крови, порождающая нерастворимый волокнистый белок *фибрин*. Исключение составляет структурный белок соединительной ткани *коллаген* (см. **Коллагены**). С эволюционной точки зрения интересно отметить, что у человека и шимпанзе почти 99% одинаковых белков; у человека и мыши их примерно 80%, и даже с кишечной палочкой у нас до 30% общих белков. На основании сравнения последовательностей аминокислот в белках строятся “эволюционные деревья”. Недавно были разработаны растворы (на основе тригалола и глицерина), в которых белки при комнатной температуре могут сохранять свою активность до десяти лет\*\*\*\*. Существует всемирная электронная база данных (Protein Data Bank), в которой опубликованы **структурные** данные около 140 тысяч белков, что составляет только 3 % от уже выделенных белков. Синоним – *протеины* (см. **Протеины**).

\*В биологии принято новые структуры и объекты в порядке их открытия обозначать буквами греческого алфавита -  $\alpha$  (альфа),  $\beta$  (бета),  $\gamma$  (гамма),  $\delta$  (дельта) и т. д. А-спираль ( *$\alpha$ -helix*) впервые была обнаружена в 1951 г. в белке  *$\alpha$ -кератине* американскими биохимиками Лайнусом Полингом (1901–1994, Нобелевская премия по химии, 1954 г.) и Робертом Кори (1897–1971) на основе данных рентгеноструктурного анализа, а существование в белке *фиб्रोине*  $\beta$ -слоя ( *$\beta$ -sheet*) было предсказано ими в том же году (см. **Кератины, Фиброин**).

\*\*В то же время известно много структур белков, для которых неизвестна их функция.

\*\*\*Анализ протеомов 420 организмов, принадлежащих к разным таксономическим группам, проведённый биохимиком Густаво Каэтано-Анольес (Gustavo Caetano-Anolles, США), показал наличие у них от 5 до 11% универсальных белков, структура которых осталась почти неизменной, как бы “законсервированной” со времён существования гипотетического “последнего всеобщего предка” под названием LUCA (см. **ЛУКА**).

\*\*\*\*Обычно при комнатной температуре белки полностью деградируют за 10–20 суток (см. **Деградация**).

**Белки активаторы.** Белки, связывающиеся с определёнными регуляторными участками ДНК и активирующие транскрипцию генов.

**Белки антифризы (Antifreeze proteins).** Особые белки, содержащиеся в крови полярных рыб, защищающие их кровь от замерзания.

**Белки внутренне неупорядоченные.** Белки, имеющие некий стохастический набор конформаций, или, точнее, не имеющие определённой структуры, а приобретающие её только при взаимодействии с другими белками – функциональными партнёрами. Таких белков в организме человека обнаружено около 10 %. И они, по-видимому, участвуют в процессах узнавания различных биологических структур, подстраивая свою конформацию под объект.

**Белки Джонса.** Негистоновые белки хроматина, принадлежащие к группе белков с высокой электрофоретической подвижностью (HMG – *high mobility group*). Основных HMG-белков четыре: HMG-1\* (М.м. 25,5 kDa), HMG-2 (26 kDa), HMG-14 (100 kDa) и HMG-17 (9247 Da). Эти белки чаще всего встречаются в активном хроматине, влияя на компактизацию фибрилл ДНП.

\*Установлено, что HMG-1 способен запускать каскад цитотоксических реакций (в буквальном смысле вызывает “цитотоксический взрыв” *in vivo*) с участием цитокинов. Антитела к HMG-1 останавливают процесс развития цитотоксических эффектов и апоптоз, что может послужить эффективным терапевтическим подходом в лечении ряда воспалительных заболеваний.

**Белки-лики.** От англ. leaky – *имеющий течь*. Белки, кодируемые мутантными генами и сохраняющие некоторую остаточную активность (см. **Мутации-leaky**).

**Белки мембранные.** Интегральные белки биологических мембран, содержащиеся в своей первичной структуре аминокислотные последовательности, обладающие липофильными свойствами (так называемые трансмембранные домены). Составляют примерно 25 % белков клетки. Обладают функциями рецепторов, каналов, переносчиков, адгезивных молекул и молекул, отвечающих за взаимодействие клеток с внеклеточным матриксом, а также друг с другом.

**Белки, меченные флуорохромами.** Белки, которые используют для трансфекции живых клеток с целью их визуализации, а также для исследования динамических процессов, происходящих в структурах цитоскелета. Таким белком, например, является “Red Fluorescent Protein” (RFP) – *красный флуоресцирующий белок*.

**Белки “моторчики” бактерий.** В процессе сегрегации нуклеоидов при делении бактериальных клеток принимают участие несколько групп белков. Так белок Muk В состоит из двух гигантских гомопептидов (М.м. 180 kDa), имеющих концевые глобулярные участки. Подобно *кинезинам* считается моторным белком, обеспечивающим расхождение бактериальных нуклеоидов в процессе деления клетки (N-концевой отдел белка Muk В обладает ГТФ-азной и АТФ-азной активностью и связывается с пучками фибрилл, содержащих белок Caf А\*, а С-концевая глобула

соединяется с ДНК). К белкам-“моторчикам” относится также АТФ-синтетаза или белок, втягивающий ДНК в вирусный капсид и увеличивающий плотность её упаковки.

\*Caf A белок, подобно актину, может связываться с тяжёлыми цепями миозина.

**Белки нуклеации.** От лат. *nucleatus* – *косточковый*. Белки, способствующие инициации процесса полимеризации в цитоплазме, например, актиновых филаментов. К белкам нуклеации относятся *формины* и белки *Arp2/3* (см. **Актин**).

**Белки острой фазы.** Общее название белков, продуцируемых, главным образом, печенью во время ранней фазы воспаления. К ним относятся следующие белки: 1. *C-реактивный белок* – нормальный белок плазмы крови ( $\beta$ -глобулин), получивший своё название благодаря способности связываться с углеводами (*Carbohydrates*) стенки *Streptococcus pneumoniae* (диплококк, известный также как пневмококк)\* (см. **C-реактивный белок (CRP)**). 2. *Липополисахарид (эндотоксин)-связывающий белок*. Его продукция усиливается на появление грамотрицательных бактерий. 3. *Маннозо-связывающий белок*. Соединяется с поверхностью бактерии (её поверхностными липополисахаридами) и усиливает активацию *альтернативного пути комплемента* (см. **Комплемент**). 4. *Интерлейкин-6 (IL-6)*, продуцируемый, главным образом, макрофагами – провоспалительный цитокин – основной индуктор реакций острой фазы (см. **Интерлейкины**). 5. *Гамма-интерферон ( $\gamma$ -интерферон)*, продуцируемый активированными Т-хелперами. Стимулирует активность макрофагов и усиливает их бактерицидное действие (см. **Интерфероны**). Синоним – *белки активной фазы воспаления*.

\*Возбудитель пневмонии и инфекций верхних дыхательных путей, бактериемии (сепсиса), менингита, отита, синусита и конъюнктивита, особенно у детей.

**Белки-пассажиры хромосом.** Белки, расположенные на центромерах хромосом и мигрирующие с них на микротрубочки после наступления анафазы митоза. Обеспечивают правильное прикрепление кинетохоров к микротрубочкам веретена деления, а также процесс *цитокинеза* (цитотомии) (см. **Белок Аврора (Aurora)**).

**Белки Polycomb.** Семейство белков, регулирующих структуру хроматина и подавляющих транскрипцию генов.

**Белки, работающие по совместительству.** От англ. понятия “moonlighting proteins”\*. Белки, обладающие разнообразными функциями при одной и той же структуре (имеющие одну и ту же аминокислотную последовательность). Таких белков много, и в разных органах они выполняют разные функции. Например, в печени функционирует ферментативный белок *альфа-энолаза*, который в хрусталике глаза является структурным белком *tau-кристаллином* (см. также **Нейролейкин**).

\*Белки-совместители (см. Jeffery C. J. Moonlighting proteins // *Trends Biochem. Sci.* 1999. V. 24. P. 8–11).

**Белки семейства Rab.** Семейство малых ГТФаз, локализованных на поверхности транспортных везикул и мембранных органелл клетки. Представляют собой молекулярные маркёры, обеспечивающие точную “адресность” слияния везикул (см. **Везикулярный транспорт**).

**Белки семейства Ras.** От названия ретровирусного онкогена *ras* (*v-ras*), вызывающего саркому у крыс и мышей\*. Большое семейство малых ГТФаз, участвующих в передаче сигналов от рецепторов через цитоплазму в ядро. Эти белки называют также *мономерными ГТФазами*.

\*Аббревиатура Ras – *Rat associated sarcoma*. Продукт этого онкогена белок p21 близок G-белкам, регулирующим активность аденилатциклазы (при снижении ГТФазной активности происходит стимуляция активности аденилатциклазы).

**Белки семейства Rho.** Семейство малых ГТФаз (белков, связывающих ГТФ), участвующих в процессах внутриклеточной передачи сигналов. Вызывают перестройку актинового цитоскелета клетки (см. **Малые ГТФазы семейства Rho (малые G-белки)**).

**Белки слияния.** 1. Белки, возникающие как продукты слияния двух генов. 2. Интегральные белки, опосредующие процессы слияния биологических мембран (осуществляют специфическое распознавание мембран, кратковременную локальную деформацию их структуры и физическое притяжение мембран, приводящее к слиянию). Так, в синапсах (случай экзоцитоза) адресность и точность слияния везикулярных и терминальных (пресинаптических) мембран, приводящего к освобождению нейромедиаторов, обеспечивает семейство белков, называемых SNARE (рецептор белков, участвующих в прикреплении и слиянии мембран)\* (второе название *синаптобrevин*).

\*В везикулах с цитоплазматической стороны располагаются белки v-SNARE (эти белки специфичны для каждого типа вакуолей), а в мембранах, с которыми они сливаются, белки t-SNARE (иначе, *синтаксин*). В этом процессе участвуют также ещё два белка SNF и SNAP25. В местах взаимодействия этих белков и происходит слияние мембран.

**Белки Smad.** Семейство сигнальных белков – внутриклеточных посредников передачи сигналов от рецепторов фактора роста TGF- $\beta$  в ядро клетки. Название образовано комбинацией названий двух первых идентифицированных сигнальных молекул – Mad (у дрозофилы) и Sma (у элегантной нематоды *Caenorhabditis elegans*). Различают Smad 1, 2, 3, 4, 5; они способны образовывать друг с другом гетеромерные комплексы, взаимодействующие в ядре с транскрипционными факторами и подавляющие пролиферацию эпителиальных клеток. Объединение Smad друг с другом протекает с участием особых белков, получивших название *scaffold proteins* – “поддерживающие белки” (от англ. scaffold – *подмости, леса* (строительные)). Мутации в Smad-белках могут приводить к раковой

трансформации, поскольку в результате блокируется передача негативных сигналов от TGF- $\beta$  в ядро клетки, т. е. клетки становятся рефрактерными\* к сигналам, ингибирующим рост.

\*От фр. refractaire < лат. refractarius – *упрямый, невосприимчивый*.

**Белки SMC.** Акроним “SMC” образован от англ. structural maintenance chromosome proteins – *белки, поддерживающие структуру хромосом*. Семейство белков с АТФазной активностью, поддерживающих структуру хромосом. В эту группу входят белки *когезины*, скрепляющие сестринские хроматиды и белки *конденсины*, обеспечивающие конденсацию хромосом (см. **Когезины, Конденсины**).

**Белки теплового шока.** См. **Хит-шоковые белки**.

**Белки-тау (тау-белки,  $\tau$ -белки).** Цитоплазматические белки, стабилизирующие нейронные микротрубочки и, следовательно, отвечающие за внутриклеточный и аксональный транспорт. Считается, что при болезни Альцгеймера агрегаты А-бета (бета-амилоида) приводят в нейронах к активированию киназ, с избытком фосфорилирующих тау-белки (см. **Бета-амилоид**). Такие фосфорилированные белки отсоединяются от микротрубочек и образуют перекрученные нити и клубочки (нейрофибрилярные клубки), закупоривающие аксоны и дендриты и препятствующие питанию нейронов, а микротрубочки при этом распадаются. В результате изменённые тау-белки выводят нейроны из строя (см. **Болезнь Альцгеймера**). Интересно отметить, что тау-белки, по-видимому, передаются от нейрона к нейрону, подобно вирусам, захватывая различные области головного мозга. На трансгенных мышах, несущих ген аномального белка тау, характерного для людей, страдающих болезнью Альцгеймера, и специально активированного в энториальной коре нижней части гиппокампа, с помощью меченых антител было прослежено распространение белка тау. Известно, что у пациентов, страдающих болезнью Альцгеймера, в первую очередь начинают отмирать именно нейроны энториальной коры. В результате учёные обнаружили, что аномальный белок распространяется и в другие области мозга, и чем больше проходило времени с начала эксперимента, тем дальше от места индукции оказывался тау-белок. Поскольку нейроны, расположенные вне энториальной коры гиппокампа мыши, не могли сами производить человеческий тау-белок, единственным способом его попадания в другие области мозга могло быть только перемещение белка от нейрона к нейрону.

При болезни Альцгеймера ненормальные белки тау накапливаются в виде нейрофибрилярных клубков внутри нейронов, а на их поверхности скапливаются бета-амилоидные белки, что и приводит к запуску процесса нейродегенерации, хотя связь между двумя патогенными белками до сих пор ещё не выяснена до конца. Интересно отметить, что количество клубков белка тау, выявляемых в нейронах посмертно, коррелирует со степенью умственной отсталости (с глубиной деменции), приобретаемой по мере развития болезни Альцгеймера.

Мутации в гене *tau*, ассоциированные с другими нейродегенеративными заболеваниями, также могут провоцировать образование клубков из тау-нитей, имеющих отношение к гибели нейронов. К таким заболеваниям относятся, прежде всего, некоторые формы приобретённого слабоумия при болезни Паркинсона, лобно-височной деменции и деменции, связанной с тельцами Леви\* (см. **Деменция**).

\*Деменция с тельцами Леви – неизлечимая нейродегенеративная патология, представляющая собой своеобразное сочетание болезни Альцгеймера и болезни Паркинсона (альцгеймероподобная деменция). Патология впервые была описана в 1984 г. немецким врачом Фридрихом Леви. Разработаны компьютерные методики, позволяющие по походке и движениям рук определять начальную стадию развития деменции с тельцами Леви и, тем самым, продлевать жизнь пациентов.

**Белки Tritorax.** Семейство белков, регулирующих структуру хроматина и поддерживающих экспрессию генов.

**Белковый комплекс Arg2/3.** Комплекс, препятствующий деполимеризации растущей цепи F-актина. Связывается с минус-концом микрофиламента (см. **Актин**).

**Белок Аврора (Aurora).** Белок, локализованный в кинетохоре хромосом, обладающий киназной активностью (протеинкиназа) и способный к механическому растяжению. Играет роль сенсорного корректора, контролирующего правильность присоединения микротрубочек митотического веретена к половинкам кинетохора (см. **Биориентация**). Фосфорилирование белков, связывающих кинетохор с тубулином микротрубочек, ослабляет эту связь. Если микротрубочки присоединяются неправильно (условно к правой половинке кинетохора присоединяются микротрубочки, идущие от левой центриоли), то фосфорилирование соединительных белков приведёт к отрыву трубочек. Если же соединение правильное – половинки кинетохора и, соответственно дочерние хроматиды, начнут расходиться, а сенсор растягиваться, теряя свою способность к фосфорилированию. Это приведёт к закреплению микротрубочек на кинетохоре за счёт процесса дефосфорилирования\*. Кроме того, Аврора А обеспечивает нуклеацию микротрубочек\*\* и сборку веретена деления, а Аврора В необходим не только для организации центрального веретена, но также и борозды деления. Отличительной особенностью этих белков является то, что они в анафазе митоза мигрируют с *кинетохоров* хромосом. Из-за своей особой “динамической локализации” и способности мигрировать с хромосом для взаимодействия с соответствующими мишенями, эти белки получили название *белки-пассажиры хромосом*\*\*\* (см. **Белки-пассажиры хромосом**).

\*При ингибировании белка Аврора нарушается способность хромосом к правильной ориентации и правильному расхождению.

\*\*Направляет в центросому факторы нуклеации.

\*\*\*В эту же группу *белков-пассажи́ров* входят и другие белки, такие как INCENP, Borealin и Survivin.

**Белок АРОВЕС.** Английский акроним понятия “фермент, редактирующий мРНК аполипопротеина В” (см. **Аполипопротеины**). Относится к группе белков противовирусной защиты и представляет собой белок, способный атаковать одноцепочечную ДНК, как вирусную, так и однонитевую ДНК собственной клетки (неспаренные участки, образующиеся в процессе репликации). Хорошо известно, что благодаря особенностям процесса репликации, *отстающая* цепь ДНК остаётся дольше неспаренной, чем *лидирующая* цепь, в результате чего она оказывается более уязвимой (см. **Отстающая цепь**). Как установили в 2016 г. отечественные биоинформатики, белок АРОВЕС, активный на одноцепочечных участках ДНК, наряду с противовирусным действием, обладает и выраженной мутагенной активностью!

**Белок Бенс-Джонса\*.** Высокотермостабильный белок, обнаруженный в моче больных миеломой (множественной миеломой). Встречается также иногда в моче у больных с поражениями ретикуло-эндотелиальной системы. Представляет собой лёгкие цепи иммуноглобулинов (Ig) определённого типа, продуцируемые клетками миеломы.

\*От имени английского врача Бенс Джонса Г. (Vence Jones H., 1813–1873).

**Белок CD45.** Общий лейкоцитарный антиген (LCA – *leukocyte common antigen*), экспрессирующийся на различных лейкоцитах и представляющий собой трансмембранную тирозинфосфатазу с молек. массой 200–220 kDa, усиливающую прохождение сигнала через антигенный рецептор В- и Т-клеток. В зависимости от типа клеток антиген может быть представлен различными изоформами, возникающими в результате альтернативного сплайсинга. Участвует в передаче сигналов, снижающих активность иммунной системы, когда она уже справилась со своей задачей. Обнаружено, что при дефекте белка CD45 развивается юношеский диабет (диабет I-типа).

**Белок Dsup.** От англ. damage suppressor – *супрессор повреждений*. Белок, выделенный японскими учёными из тихоходок (*Tardigrada*)\* (Nature News, 2016) и обеспечивающий их радиационную устойчивость к повреждающему действию рентгеновского излучения (см. **Анабиоз**, **Криптобиоз**). Эволюционно устойчивость тихоходок к ионизирующему излучению возникла как побочный механизм устойчивости против сильного обезвоживания организма (высыхания)\*\*. Перенос гена этого белка в клетки человека в культуре показал, что устойчивость клеток к повреждающему воздействию рентгеновских лучей возросла на 40 %.

\*Из наиболее устойчивого вида *Ramazzottius varieornatus*.

\*\*Сильная дегидратация организма приводит к таким же выраженным и непредсказуемым повреждениям клеточной ДНК, как, например, рентгеновское излучение.

**Белок-криптохром.** От англ. krypton < греч. kryptos – *скрытый* и chroma – *цвет*. Специальный белок, обеспечивающий квантово-механические эффекты взаимодействия с радикалами в процессах, лежащих в основе функционирования “магнитного компаса” у перелётных птиц. В настоящее время отвергается теория, основанная на предположении существования в специальных чувствительных клетках намагниченных частичек.

**Белок Nogo.** Обнаружено, что этот белок препятствует регенерации нейронов. На поверхности нейронов имеются рецепторы, связывающие и удерживающие белок Nogo. Для лечения травм спинного и головного мозга необходимо синтезировать лекарственные средства, препятствующие “посадке” Nogo на эти рецепторы.

**Белок NR2B.** Обнаружено, что процесс обучения и кровяное давление регулируются одним и тем же биохимическим механизмом, в частности, с участием белка NR2B. Этот белок благотворно влияет на процесс запоминания и обучения у мышей. Трансгенные мыши с добавочной копией гена белка NR2B мгновенно узнавали детали конструктора LEGO. Эту линию мышей назвали “Дуги”, в честь героя телесериала “Дуги Хаузер – доктор медицины”. Предполагается, что пересадка гена белка NR2B в человеческие зародыши позволит создавать в будущем “вундеркиндов под заказ”. Однако добавление “умного протеина” повышает уровень артериального давления и резко увеличивает вероятность инсульта у носителя добавочной копии гена.

**Белок Scribble.** От англ. scribble – *небрежный почерк, каракули, мазня*. Белок, первоначально известный как “каркасный” белок, принимающий участие в удержании на месте определённых внутриклеточных структур. В 2016 г. стало известно, что он управляет и внутриклеточными процессами забывания, связывая друг с другом несколько молекул, участвующих в прокладке сигнального пути, выключающего память. Это свойство белка было выявлено у обонятельных нейронов дрозофил, в которых с помощью генетического метода “нокдаун” была подавлена экспрессия гена, кодирующего белок Scribble. В результате такие “нокаутированные мушки” запоминали вдвое больше запахов, чем обычные мушки, поскольку у них было подавлено обычное забывание, которое неразрывно связано с механизмами запоминания. В процессе стирания памяти белок Scribble объединяет дофаминовый нервный путь с сигнальным путём, прокладываемым белком Rac1. В результате формируется единый динамический путь, контролирующий **активное** забывание. Сигнальная цепочка, приводящая к активному “стиранию” памяти, пока выглядит следующим образом: дофамин → рецептор дофамина → белок Scribble → белок Rac1 → белок кофилин (см. **Кофилин, Дофамин, Обонятельный (обонятельный)**).

**Белок TOR.** Аббревиатура TOR образована от англ. target outer rapamycin\* – *внешняя мишень рапамицина*. Серин-треониновая протеинкиназа, присутствующая в эукариотических клетках от дрожжей

и растений до насекомых и млекопитающих, включая человека (наиболее полно изучен продукт двух дрожжевых генов *TOR1* и *TOR2*). Белок TOR входит в систему внутриклеточных сигнальных белков (протеинкиназ семейства фосфатидилинозитолкиназ PIKK), регулирующих клеточный рост. Подавление активности этого белка у млекопитающих (версии белка *mTOR*) с помощью *рапамицина* уменьшает риск развития возрастных заболеваний и увеличивает продолжительность жизни (см. **Рапамицин, Аутизм**).

В 2016 г. с помощью генно-инженерных манипуляций учёным медицинского факультета Стэнфордского университета удалось активировать белок TOR в ганглионарных нейронах сетчатки глаза у слепых мышей с повреждённым зрительным нервом (подобные повреждения у человека возникают при глаукоме, травмах, отслоении сетчатки, опухолях головного мозга и гипофиза) (см. **Глаукома**). В результате через три недели авторы установили, что ганглионарные нейроны значительно выросли, и их аксоны стали в 500 раз длиннее, чем были изначально. При этом частично восстановилось и зрение у мышей (авторы предполагают, что неполное восстановление зрения вызвано тем, что не все ганглионарные клетки “дотянулись” до головного мозга).

\*Или, target of rapamycin – мишень рапамицина.

**Белок WASp/Scar.** Белок, регулирующий образование актиновых филаментов. В процессе образования псевдоподий (ламеллоподий) связывается с плазматической мембраной и прикрепляет к ней растущие актиновые микрофиламенты.

**Белок-Z.** Белок, присутствующий в цитозоле клеток (в название взята первая буква от слова “золь”), который подобно сывороточному альбумину осуществляет внутриклеточный транспорт длинноцепочечных жирных кислот.

**Бентос.** От греч. benthos – *глубина*. Совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте водоёмов (придонных животных). Бентосный – обитающий на дне.

**Бентофаги.** От греч. benthos – *глубина* и phagos – *пожирающий*. Организмы (рыбы), питающиеся со дна.

**Беоцисты.** От лат. beo – *одарять* и cysta < греч. kystis – *пузырь*. Форма эндоспор у *Pleurocapsa*.

**Бери-бери.** На бенгальском языке это название означает – *крайняя слабость*. Представляет собой авитаминоз витамина В<sub>1</sub> (тиамина\*), проявляющийся тяжелейшим полиневритом.

Впервые заболевание под названием “бери-бери” было воспроизведено на цыплятах Кристианом Эйкманом (Нобелевская премия, 1928 г., полученная совместно с Фридериком Хофманом за открытие витаминов).

\*Тиамин впервые выделил из рисовых отрубей, а затем и из дрожжей в 1911–1912 гг. польский биохимик Казимеж Функ (1884–1967) и назвал его *витамином* (см. **Витамины**).

**Бесполое размножение (БР).** Тип размножения, в котором участвует только одна родительская особь, делящаяся или почкующаяся с образованием двух или большего числа особей, идентичных родительской особи по генотипу. Различают несколько форм БР, таких как почкование, фрагментация, шизогония, спорогония и партеногенез\* (см. соответствующие статьи). БР обычно для плоских червей и морских звёзд. Закономерен вопрос о негативных последствиях БР, когда отсутствует механизм перемешивания генов, благодаря процессу конъюгации и рекомбинации родительских хромосом. Известен факт, когда Вудреф поддерживал линию парамеций без конъюгации в течение 25 лет и не наблюдал у них признаков потери жизнеспособности\*\*. Однако в природе и у инфузорий имеются “половые типы” (их насчитывают до 8-ми типов), и особи одного типа конъюгируют лишь с особями другого типа, хотя внешне и те, и другие выглядят одинаково. При таком типе конъюгации осуществляется передача цитоплазматических факторов наследственности, таких как, например, каппа-частицы.

\*Бесполое размножение из неоплодотворённых яиц обнаружено у самок-королев в колониях муравьёв *Wasmannia auropunctata*, обитающих во Французской Гвинее и Новой Каледонии. Следовательно, у самок из поколения в поколение геномы передаются только по женской линии. У самцов стратегия иная. В яйцах, из которых они разовьются, после оплодотворения полностью элиминируются материнские геномы. В результате самцы являются копиями своих отцов. Напротив, стерильные рабочие особи несут геномы обоих родителей. Отсюда следует, что два пола представляют собой две независимые генетические линии.

\*\*В оптимальных условиях существования и при хорошем питании парамеции размножаются 2–3 раза в сутки, отсюда легко оценить число поколений, появившихся за 25 лет.

**Бесшерстные (голые) мыши (англ. nude mice).** Линия мышей с врождённой патологией тимуса (почти полное отсутствие тимуса), неспособных к иммунным реакциям, обусловленным Т-лимфоцитами. Содержатся и разводятся только в гнотобиологических (контролируемых стерильных) условиях и широко используются в экспериментах по трансплантации опухолей.

**Бета-амилоид.** От лат. *amilum* – крахмал и *eidos* – сходство. Низкомолекулярный белок (пептид) – продукт протеолиза трансмембранного белка-предшественника APP. Протеолиз происходит под действием аспартильных протеаз-секретаз (последовательно действующих бета-секретаза и гамма-секретаза). При избыточном образовании способен агрегироваться (слипаться) в нерастворимые комплексы и филаменты, формирующие белковые отложения (бляшки) в центральной нервной системе, что является характерным проявлением болезни Альцгеймера (амилоид, присутствующий в виде бляшек, вообще характерен для нейродегенеративных заболеваний)\*.

Различают нерастворимые и растворимые формы бета-амилоидов (А-бета, Аβ), обладающие также и различными размерами, но одинаково ведущие себя в роли иницирующих “затравок” для роста белковых агрегатов. Последние мельче и разрушаются протеиназой К, а нерастворимые, подобно прионам, очень устойчивы к ферментативным воздействиям. Молекулы А-бета блокируют холинергические рецепторы, локализованные на постсинаптических принимающих нейронах. Некоторые мутации в двух родственных генах *пресенилина 1* и *2* ассоциируются с агрессивной формой болезни Альцгеймера. Обнаружено, что высокие концентрации нормальных *прионов* в клетках головного мозга человека предотвращают образование β-амилоидных белков, подавляя активность фермента β-секретазы. Напротив, полисахарид *гепарин* увеличивает склонность А-бета к слипанию (см. **Секретазы, Пресенилины, Болезнь Альцгеймера**). Синонимы – *β-амилоидный белок, амилоид, А-бета (Аβ)*.

\*Амилоидный белок возникает при распаде белка, кодируемого геном APP. Обнаружена редкая точечная мутация (нуклеотидная замена) в этом гене, защищающая от болезни Альцгеймера. Эта мутация препятствует работе одной из протеаз, расщепляющих белок APP, что и снижает уровень образования бета-амилоида на 40 %. Эта мутация не только снижает продукцию бета-амилоида, но и препятствует ухудшению когнитивных функций, в том числе памяти. В то же время, другие мутации, напротив, повышают уровень продукции амилоида и, как правило, они связаны с тяжёлой наследственной формой болезни Альцгеймера, поражающей даже 30–40-летних людей.

**Бетаин.** От лат. beta – *свёкла*. Продукт метилирования азота в гликоколе; при этом атом азота превращается из трёхвалентного в четырёхвалентный ион  $\rightarrow (\text{CH}_3)_3\text{N}^+=\text{CH}_2\text{COO}^-$ . Бетаин найден в большом числе растений от свёклы до пшеницы и семян подсолнечника (особенно много его в листьях шпината\*). Бетаин помогает растениям справляться со стрессовыми ситуациями – жарой, засухой, избытком солей в почве. В организме животных бетаин – это продукт окисления холина, который служит переносчиком метильных групп, а также участвует в процессах транссульфирования\*\* (см. **Бетаины**). Из бетаина может образовываться *триметиламин*, который содержится в гниющих пищевых продуктах (даёт очень неприятный “селёдочный” запах). Запатентован препарат в виде порошка под названием “Бетаин”, который позволяет снабжать головной мозг метионином и метильными группами (СН<sub>3</sub>-группами) при недостаточности фермента *5,10-метилентетрагидрофолат редуктазы* (MTHFR), вызванной мутациями в обоих аллелях соответствующего гена. Это редкое рецессивное генетическое заболевание встречается особенно часто в замкнутых изолированных популяциях амишей и меннонитов Северной Америки\*\*\*.

\*Показано, что люди, употребляющие в пищу много шпината, лучше сопротивляются канцерогенам, содержащимся в жареном мясе и, соответственно реже страдают от опухолей кишечника.

\*\*Сложная сеть превращений незаменимой аминокислоты метионина, позволяющая снабжать метильными группами различные молекулы во всех органах и, прежде всего, в головном мозгу.

\*\*\*Тестирование молодых пар амишей показало, что 30 % внешне здоровых людей несут мутацию в одном из аллелей гена MTHFR.

**Бетаины.** От лат. beta – *свёкла*. Продукты метилирования аминокислот (продукты диссимиляции аминокислот). Типичным представителем этой группы веществ является гликоколбетаин (бетаин), впервые выделенный из сахарной свёклы (*Beta vulgaris*), откуда и получил своё название. Другой пример – *стахидрин*, образующийся при метилировании азота в пролине (содержится, например, в листьях цитрусовых деревьев).

**Бетулин.** От лат. betula – *берёза*. Пробкообразующее вещество – *тритерпеновый* метаболит (тритерпеноид) – заполняющее клетки феллемы (пробки) берёзы и платана (чинара)\*. Экскреторно накапливается в процессе пробкообразования. Обеспечивает долговременную сохранность (устойчивость к гниению) берёсты. Бетулины (особенно бетулиновая кислота) обладают противораковыми и противовирусными свойствами. В клинической практике для лечения СПИДа используется препарат *бетуловир*, обладающий антиВИЧ активностью. Производные бетулина защищают внутренние органы от токсического действия хемостатиков и обладают гепатопротекторным действием (см. **Терпеноиды, Ингибиторы созревания**).

\*Берёста содержит до 20 % бетулина от массы.

**Биаллельная экспрессия.** От лат. bi (bis) – *дважды*, аллель и expressio – *выражение* (в данном случае проявление, функционирование гена). Одновременное функционирование обоих аллелей гена (отцовского и материнского) в клетках диплоидных организмов.

**Бивалент.** От лат. bi (bis) – *дважды* и valeo, valens – *иметь возможность, быть сильным*. Структура, состоящая из двух гомологичных хромосом, каждая из которых, в свою очередь, состоит из двух хроматид. Образуется в начальной стадии мейоза.

**Бигеминия.** От лат. bi (bis) – *дважды* и geminus – *двойной, парный*. Аритмия, при которой наблюдается удвоенный пульс, т. е. экстрасистолы следуют через каждую нормальную систолу. Синонимы – *парные удары, парный пульс*.

**Билатеральная симметрия.** От лат. bis – *дважды* и lateralis – *боковой*. Симметрия двусторонняя, двубоковая (зеркальное сходство конечностей и органов на правой и левой стороне тела). Термин относится к описанию морфологических особенностей строения тела, характерных для большинства многоклеточных организмов (от червей до человека). По внешним признакам тело человека имеет билатеральную симметрию

(две руки, две ноги, два глаза, два уха и т. д.), хотя другие анатомические структуры у нас непарные и расположены не точно по середине (сердце, печень, желудок, селезёнка). Лёгкие, хотя и относятся к парным органам, но не совсем симметричны (три доли справа и две доли слева). Большинство органов с асимметричным расположением первоначально формируются по срединной линии, а затем смещаются (латерализуются) в одну из сторон. Напротив, некоторые главные артерии и вены образуются как парные структуры, а затем одна из пары деградирует (претерпевает регрессию). Для обозначения нормального типа *асимметрии* применяют термин “*situs solitus*”\* (см. **Зеркальная асимметрия**). Появление билатеральной симметрии в процессе ранней эволюции стало переломным моментом в развитии животных. За латерализацию отвечают специальные белки, синтезирующиеся уже в раннем эмбриогенезе и запускающие работу генов, отвечающих за общее развитие организма (генов, регулирующих *баланс скоростей роста* отдельных частей зародыша)\*\*. Уже известны некоторые гены, отвечающие за латерализацию, такие как, например, *Lefty 2* – “Левша” и *Nodal* – “Узловой” (см. также **Гены семейства хеджхог (Hedgehog), Реснички узловы**). Самое древнее из известных науке ископаемых билатеральных животных – микроскопическая *Vernanimancula*\*\*\* жила 600–580 млн. лет назад (см. **Латерализация**).

\*От лат. *situs* – *положение, расположение*, а также *строение* и *solitus* – *обыкновенный, обычный*.

\*\*Иначе невозможно получить нужные пропорции тела и одинаковую длину конечностей (рук, ног, пальцев), хотя начальные стадии эмбрионального развития противоречат этому результату (см. **Эмбрион**).

\*\*\*От лат. *verna* – *туземный, местный* и *animancula* – *зверушка*.

**Биливердин.** От лат. *bilis* – *желчь* и фр. *vert* (итал. *verde*)\* – *зелёный*. Желчный пигмент жёлто-зелёного цвета – продукт окисления билирубина.

\*Вспомните фамилию итальянского композитора Джузеппе Верди (Verdi, 1814–1901) и лекарственный препарат “Тантум Верде”.

**Билирубин.** От лат. *bilis* – *желчь* и *ruber* – *красный*. Желчный пигмент – продукт распада гемоглобина (из 1 г. гемоглобина в печени образуется 40 мг билирубина, М.м. 500 Da). Из желчных пигментов в человеческой желчи преимущественно присутствует билирубин. Желчные пигменты образуются в клетках ретикуло-эндотелиальной системы костного мозга, селезёнки, лимфатических узлов и печени. В плазме крови билирубин связывается альбумином (до 50 молекул билирубина на одну молекулу альбумина).

**Билитраст.** От лат. *bilis* – *желчь* и сокр. итал. *contrasto* – *находиться в резкой противоположности*. Контрастное вещество, не пропускающее рентгеновские лучи, и после введения в организм выделяющееся с желчью. Билитраст предварительно вводят в кровь для исследования желчной секреции, в результате чего в области желчных путей и желчного пузыря

наблюдается затемнение. Подобными свойствами обладает и другой диагностический препарат – *билигност* (от греч. *gnosis* – *знание*).

**Бильгарция\***. Паразитический тропический червь – трематода-сосальщик (*Bilharzia*, из рода *Shistosoma*), вызывающий инвазии человека и животных. Его личинки, живущие в воде, способны проникать через кожу и поселяться в мелких кровеносных сосудах человека, повреждая кишечник, печень и мочевой пузырь. Заболевание, вызываемое бильгарцией, называется *бильгарциоз* и относится к *шистосомозам*.

\*От имени английского врача Томаса Бильгарца (Th. Bilgarz).

**Бинауральный эффект.** От лат. *binī* – *по два* и *auris* – *ухо* (дословно, *двуухость*). Способность животных и человека с нормальным слухом определять направление источника звука даже с закрытыми глазами. Механизм этого явления следующий. Во-первых, спиральные складки наружного уха по-разному резонируют в зависимости от угла падения звуковой волны. И, во-вторых, когда источник звука находится не точно спереди, сзади, сверху или снизу, звук, имея определённую скорость распространения, достигает ушей с разницей во времени. Эту разницу и улавливает мозг. Кроме того, мозг способен различать тихие звуки на фоне громкого шума (так называемый *эффект вечеринки*). Эта способность концентрироваться на определённом звуке и определяет во многом бинауральность слуха. Определив положение источника звука, мозг фокусируется на нём, отфильтровывая ненужные шумы (звуковая пространственная избирательность).

**Биоаккумуляция.** Процесс накопления токсикантов в организме животных, обусловленный пищевыми цепями. Животные, занимающие вершину пирамиды питания, накапливают в организме наибольшее количество токсических веществ. У океанских животных вершину пирамиды питания занимают косатки, а у рыб тунцы, которые, например, содержат максимальное количество метиловой ртути, передающейся по пищевой цепи.

**Биогенетический закон\***. Согласно закону организм в своём эмбриональном развитии проходит все этапы, повторяющие эволюционное развитие вида. Другими словами: онтогенез кратко повторяет филогенез. Синонимы – *закон рекапитуляции* (*law of recapitulation*), или теория рекапитуляции.

\*Закон сформулировал немецкий биолог-эволюционист Эрнст Геккель (Haeckel, 1834–1919).

**Биогенные амины.** От греч. *bios* – *жизнь* (живой) и *genan* – *порождать*. Биологически активные амины\* – *гистамин*, *дофамин* и *серотонин* (см. соответствующие статьи).

\*Молекулы, содержащие аминогруппу ( $-NH_2$ ).

**Биогеография.** Наука, изучающая распространение живых организмов в природе. В биогеографии различают *хорологию*, изучающую причины распространения организмов, и *геонемию*, занимающуюся описанием местообитаний (см. **Геонемия**, **Хорология**).

**Биогеотехнология.** Использование геохимической деятельности микроорганизмов в горнодобывающей промышленности, например, окисляющих серу и серосодержащие соединения бактерий (тионовых) для извлечения металлов из руд, рудных концентратов и горных пород.

**Биогеоценоз\*.** От греч. *bios* – *жизнь*, *geo* – *земля* и *koinos* – *общий*. Сложное сочетание взаимосвязанных природных комплексов, объединённых общей средой обитания. Любой биогеоценоз всегда находится в постоянном движении и развитии. При этом биогеоценозы относительно устойчивы\*\*, им свойственна способность к самоподдержанию путём саморегуляции, обусловленная общими энергетическими и материальными “ресурсами”. Примером биогеоценоза могут служить болота – пространства, где преобладают растения гигрофиты и гидрофиты, живущие в условиях избытка увлажнения.

\*Поскольку *биоценоз* трудно рассматривать в отдельности от *биотопа*, их обычно объединяют под общим названием *биогеоценоз*. Термин принадлежит русскому ботанику, географу и лесоведу В. Н. Сукачёву (1880–1967).

\*\*В биогеоценозах поддерживаются устойчивые спектры характерных видов и видов доминантов (их количественные взаимоотношения).

**Биодеградация.** От лат. *bios* – *жизнь*, *de-gradatio* – *понижать, снижать*. Процесс разрушения химических соединений, материалов или сложных органических компаундов под воздействием биологических объектов (бактерий, грибов, планктона, клещей\*, насекомых и т. д.). Синоним – *биологическое разрушение*.

\*Например, некоторые виды почвенных панцирных клещей *орибатид* (*Oribatei*) эффективно разлагают растительные остатки.

**Биодеградируемые материалы.** От лат. *bios* – *жизнь*, *de-gradatio* – *понижать, снижать*. Пластические формообразующие материалы, приготовленные на основе коллагеновых губок, полимерных синтетических гелей, фибринового геля, а для определённых целей гидроксиапатита и полиалканоатов, а также композитные материалы, которые позволяют создавать тканеинженерные конструкции сложных форм, которые способны со временем разрушаться в организме реципиента (см. **Префабрикация**, **Скэффолд**). Синоним – *биорезорбируемые материалы* (от лат. *resorbere* – *поглощать через разрушение, всасывать*).

**Биоинформатика.** В общем смысле это наука, анализирующая и интерпретирующая последовательности биологических полимерных молекул, таких как ДНК, РНК и белки, принадлежащих самым разнообразным организмам, от вирусов и бактерий до млекопитающих и человека. Другими словами, это наука, обеспечивающая аннотирование геномов и опирающаяся в своей основе на информацию в чистом виде, иногда и на цифровые показатели (см. **Аннотирование генома**). Развитие автоматических методов “чтения” различных геномов привело

к накоплению гигантских массивов нуклеотидных последовательностей (*первичные\** и *вторичные\*\** базы данных), которые нуждаются в описании, осмыслении, сравнении и функциональной интерпретации. Биоинформатика, базирующаяся на геномике, невозможна без *транскриптомики*, анализирующей характер и уровни экспрессии генов, а также *протеомики*, исследующей паттерны белков (белковые профили или наборы), их структурные мотивы (домены) и белково-белковые взаимодействия в конкретных клетках и тканях при конкретных физиологических состояниях. Привлечение этих данных позволяют вносить биологический смысл в существование “чистых” нуклеотидных последовательностей (см. **Сравнительная геномика**).

\*В этих базах данных хранятся исходные последовательности нуклеиновых кислот и белков. Объём накапливаемых данных в основном банке (GenBank) нуклеотидных последовательностей примерно каждые 1,5 года удваивается.

\*\*Содержат различные сведения о белках, объединённых в семейства.

**Биологическая единица.** Количество препарата, например, гормона, которое необходимо ввести в организм, чтобы получить специфический физиологический эффект.

**Биологический цикл.** Совокупность стадий в развитии, которые проходит живой организм от образования зиготы до смерти.

**Биология развития.** Раздел биологии\*, основной задачей которого является изучение процессов индивидуального развития организмов (онтогенеза) от первой клетки – зиготы до формирования взрослой особи. Отслеживает формирование и движение клеточных пластов, образование органов и систем органов, их эволюцию и инволюцию.

\*Считается, что термин “биология” ввёл в 1802 г. французский естествоиспытатель Жан Батист де Моне шевалье де Ламарк (1744–1829). По другой версии к появлению термина в 1802 г. причастен немецкий учёный Годфрид Райнхольд Тревиранус (1776–1837) (см. **Бионика**).

**Биом.** От греч. *bios* – *жизнь* и *от* – *совокупность*. 1. Естественная биоценотическая единица, однородное сообщество определённого типа, не зависящее от состава растительности. Занимает значительное пространство и регулируется макроклиматом. Другими словами, биом – содружество живых организмов, населяющих географические зоны. Примеры *биомов* – африканская саванна, лиственные леса европейской умеренной зоны. 2. Биомом называют и совокупность микроорганизмов, населяющих макроорганизм. Иначе, биомы называют также *формациями* или *комплексами*.

**Биомаркёры.** От лат. *bios* – *жизнь* и фр. *marqueur* – *отмечать* < *marque* – *отметка*. Специфические индикаторы, например, дефектные или несвоевременно появляющиеся белки, указывающие на особое состояние организма или на наличие конкретного заболевания. Обычно

концентрация биомаркёра возрастает по мере прогрессирования заболевания, что может служить не только диагностическим, но и прогностическим признаком. Так по мере развития патологического процесса при болезни Альцгеймера уменьшается уровень *A-бета* и возрастает уровень белка *tau*. Наиболее подходящими являются те биомаркёры, для которых существуют удобные методы их забора (кровь) и визуализации, позволяющие следить за ходом патологического процесса. Например, разрабатываются тестовые системы, содержащие *зелёный флуоресцирующий (флуоресцентный) белок (GFP)* (см. **Флуоресцентные белки**). В настоящее время только для диагностики рака предстательной железы идентифицированы 12 типов биомаркёров, включая самый первый из маркёров *простатоспецифический антиген (ПСА)* (см. **Фетопротейн**).

**Биомасса.** От греч. *bios* – *жизнь* и лат. *massa* – *ком, кусок, гряда*. Совокупная масса живого вещества организмов всех видов (масса тел живых организмов). Определяют биомассу *продуцентов, консументов и редуцентов*. Биомассу растений называют *фитомассой*, а биомассу животных – *зоомассой*. Среди животных наибольшую биомассу имеют почвенные беспозвоночные, главным образом дождевые черви (их масса может достигать до 1500 кг/га), а биомасса млекопитающих и птиц обычно в 1000 раз меньше\* (1–1,5 кг/га). По направлению от полюсов к экватору биомасса суши постепенно возрастает, тогда как в морях она значительно выше в высоких широтах, чем в тропиках, но зато в последних выше биологическое разнообразие.

\*Общая биомасса человечества составляет около 400 млн. тонн живого веса!

**Бионика\***. От греч. *bios* – *жизнь* и суффикс “ика”. 1. Первоначально бионика – это направления в технике и кибернетике, копирующие принципы организации структуры и функции живых организмов и их систем для решения инженерных и технических задач (например, создание корпуса подводной лодки с характеристиками кожи дельфина)\*\* или лопасти вентилятора, копирующей плавник горбатого кита (см. **Туберкула**). 2. В настоящее время под бионикой подразумевается также направление в клинической и экспериментальной медицине, призванное разрабатывать технологии, позволяющие проводить процессы регенерации и ремодуляции органов внутри тела пациента. При этом подходе ткань повреждённого органа или даже сам орган регенерируется внутри тела самим организмом (см. **Нанобионика**). 3. Бионическими можно считать все *природоподобные технологии*, использующие сочетание биологии, математики и техники.

\*Следует отметить, что до начала XIX века не было слова “биология”, а использовалось слово “биологика”, откуда позднее и был взят суффикс “ика”, появившийся в таких словах как бионика, электроника, геномика, протеомика и т. д. (см. **Биология развития**).

**\*\*Инженерами** используется также термин “**биомимикрия**” – область конструкторской деятельности, при которой инженерные решения подсматриваются у живых организмов в природе.

**Биопсия.** От греч. *bios* – *жизнь*, *opsis* – *взгляд, зрелище, зрение* (англ. *vision*) и *-ia* – *условия*. 1. **Биопсия тканевая** – микроскопическое исследование *фрагментов ткани* у пациентов при подозрении на рак, взятой с помощью прокола заборной иглой соответствующего органа (в настоящее время проводят и генетические исследования ДНК с целью выявления ответственных за возникновение заболевания мутаций). В клинической практике зачастую проводить такую процедуру бывает затруднительно или даже опасно, поскольку она относится к инвазивным и болезненным методам (к тому же можно занести инфекцию). 2. **Биопсия жидкостная**, при которой признаки заболевания обнаруживают в образцах крови. Метод основан на выявлении ДНК опухолевых клеток, циркулирующей в крови (ctDNA – циркулирующая опухолевая (tumor) ДНК). Такую ДНК выделяют, амплифицируют и секвенируют, выявляя онкогенные мутации, позволяющие уточнить диагноз и выбрать терапию.

**Биоразнообразие.** Биологический феномен, отражающий *многообразие форм живых существ*. Эволюция, идущая на основе естественного отбора, невозможна без исходного биоразнообразия, а оно начинается там, где существует изменчивость. Сложные формы жизни, по-видимому, возникли на основе биоразнообразия одноклеточных форм. Главное условие для возникновения разнообразных форм жизни – это фактор времени. Наибольшее биоразнообразие характерно для влажных тропических лесов (например, лесов Коста-Рики, где только одних бабочек больше 1,5 тысячи видов, а мотыльков и того больше – около 8 тысяч), существующих в неизменном виде уже более 50 млн. лет. При этом многие виды растений (в первую очередь, деревьев) по экологическим характеристикам мало отличаются друг от друга, занимая одну и ту же нишу обитания. Считается, что большое разнообразие видов делает экосистемы более устойчивыми, но само возникновение биоразнообразия в одинаковых условиях обитания пока труднообъяснимо. Следует также отметить, что *огромное биоразнообразие формируется на основе удивительной генетической общности всех организмов на Земле*. Достаточно вспомнить, что та часть генома человека, которая кодирует белки, на 97 % совпадает с геномом орангутана, на 85 % с геномом мыши и на 60 % с геномом курицы; у нас есть общие гены даже с растениями и бактериями.

На уровне человека огромное генетическое разнообразие индивидуумов и популяций создается с помощью *фундаментальных механизмов рекомбинации*, а также наличия в нашем геноме *подвижных генетических элементов* (транспозонов), что и является ключом к ускоренной эволюции человека. По сравнению с высшими приматами (роды *Pongo*, *Gorilla*, *Pan*), геномы которых отсеквенированы, вид *Homo sapiens (sapiens)\** имеет чрезвычайно “подвижный” и “пластичный” геном.

От лат. sapiens – *разумный* < sapientia – *мудрость* (intellectus, mente – *интеллект, ум, ratio – рассудок*).

**Биоредуцирующие микроорганизмы.** От греч. bios – *жизнь* и лат. reductio – *возвращение, восстановление*. Гетеротрофные микроорганизмы, вырабатывающие необходимую им энергию восстановлением до аммиака белков и других форм органического азота. К ним относятся гетеротрофные бактерии, актиномицеты и грибы.

**Биориентация.** От англ. bi-orientation – *двойное местонахождение*. Расположение пар сестринских хроматид в метафазе, при котором одна хроматида присоединена к одному полюсу митотического веретена, а другая – к противоположному полюсу. Правильность присоединения контролирует белок-пассажир Автора (см. **Белок Автора**).

**Биосигнатуры.** От греч. bios – *жизнь* и ср.-лат. signature < лат. signare – *обозначать, указывать*. Простые молекулы, свидетельствующие о существовании внеземной жизни на далёких землеподобных экзопланетах. К таким биосигнатурам относятся следующие простые соединения: вода\*, метан, оксиды азота и кислород. Другими словами, биосигнатуры – это индикаторы, или сигнальные вещества процессов жизнедеятельности.

\*Вода – основа Жизни (согласно третьему закону Биосферы); она не только растворяет многие химические соединения (вода – универсальный растворитель), благодаря чему протекают обменные процессы, но и структурирует различные органические полимеры (белки и нуклеиновые кислоты), поддерживая упорядоченную форму и структуру клеток и организмов. (Некоторые виды медуз состоят на 99,9 % из воды, но сохраняют форму тела!) Уникальные свойства воды обеспечивают также образование бислоистой структуры фосфолипидных биологических мембран.

**Биосовместимость.** Интегральная характеристика трансплантируемых объектов (клеток, тканей, органов, или искусственных материалов), позволяющая им приживаться в организме реципиента без отторжения.

**Биосфера\*.** От греч. bios – *жизнь* и sphaira – *шар*. Пространство, занимаемое всей совокупностью живых организмов нашей планеты (условная оболочка планеты, где протекает активная жизнь). В биосфере живые организмы взаимодействуют со средой их обитания, образуя целостную динамическую систему\*\*. Биосфера состоит из биогеоценозов, которые, в свою очередь, состоят из биоценозов. С точки зрения существования и выживания различных видов организмов, биосфера – это ещё и источник пищи, доступность и разнообразие (скорее, скудность!) которой ограничивает распространение тех или иных видов и популяций.

\*Термин введён в 1875 г. австрийским геологом Эдуардом Зюссом (1831–1914).

**\*\*Учение о Биосфере,** как активной оболочке Земли и геохимическому фактору планетарного масштаба, было создано в 1926 г. В. И. Вернадским (1853–1945).

**Биота.** От греч. *biote* – *жизнь, относящийся к жизни*. 1. Исторически сложившаяся совокупность живых организмов, объединённых общей областью распространения. В состав биоты могут входить виды, не имеющие функциональных и экологических связей друг с другом. Синоним – *биоценоз*. 2. Название рода декоративных растений *Biota* из семейства кипарисовых (*Cupressaceae*), класса шишконосных (*Coniferatae* или *Pinatae*).

**Биотерапия.** Новейшее направление в медицине, использующее различные биологические агенты: пептиды, белки, включая антитела, а также нуклеиновые кислоты для генной терапии и, наконец, целые клетки (заместительная клеточная терапия, использующая различные виды стволовых клеток).

**Биотин.** От греч. *biote* – *относящийся к жизни*. Цис-тетрагидро-2-оксотиено[3,4-*d*]имидозолин-4-валерьяновая кислота. Водорастворимый витамин группы В, содержащийся в орехах (например, арахисе), в бобовых и дрожжах. Кофермент карбоксилаз, способный в присутствии АТФ реагировать с гидрокарбонатом ( $\text{HCO}_3^-$ ) с образованием N-карбоксибиотина, в результате чего активированная форма диоксида углерода может быть перенесена на другую молекулу. При недостатке в пище приводит к выпадению волос, воспалительным заболеваниям кожи и чрезмерному отделению кожного сала (себорее). Способен соединяться с белком *авидином*, который содержится в яичном белке, с образованием нерастворимого в воде и биологически неактивного биотин/авидинового комплекса (см. **Авидин**). Синонимы – *витамин Н, витамин В<sub>7</sub>*.

**Биотинилирование.** Редкая модификация гистонов, основанная на присоединении *биотина* к остатку лизина в гистонах H3, H4 и H2A. По-видимому, участвует в инактивации хроматина, поскольку обнаруживается в прицентромерном гетерохроматине хромосом, теломерных повторах и в мобильных генетических элементах.

**Биотический потенциал\*.** Способность организмов к размножению, или рост числа особей при отсутствии каких-либо тормозящих причин (например, пара филлоксеры теоретически способна произвести в год от  $10^{11}$  до  $10^{18}$  потомков, а самка трески откладывает несколько миллионов икринок).

\*Понятие установлено Чепманом (Chapman, 1930).

**Биотоп.** От греч. *bios* – *жизнь* и *topos* – *место*. Буквально, место жизни, или место обитания. Пространство, занимаемое *биоценозом*, или совокупность всех экологических факторов местонахождения биоценоза. По определению французского эколога Переса (J. M. Peres, 1961): “*Географический район различной площади или объёма, преобладающие условия которого отличаются однородностью*”. Биотоп может быть как

неорганической, так и органической природы (у паразитов) (см. **Биогеоценоз**). Синоним (англ.) – *habitat*.

**Биотрансформация.** От лат. *bios* – *жизнь* и *transformatio* – *преобразование, превращение*. Биохимические превращения чужеродных токсических веществ, в результате которых образуются менее токсичные вещества. В этом смысле биотрансформацию следует рассматривать как процесс *обезвреживания* или *детоксикации* чужеродных веществ. Однако известны и случаи усиления токсичности веществ (ядов) при изменении их структуры в организме в процессе биотрансформации. Существуют и такие соединения, свойства которых начинают проявляться только в результате их биотрансформации.

**Биотурбация.** От греч. *bios* – *жизнь* и лат. *turbatum* – *приводить в волнение (turbo – вихрь)*. Термин для обозначения жизнедеятельности бентосных беспозвоночных, перемешивающих донные отложения.

**Биофаги.** От греч. *bios* – *жизнь* и *phagos* – *пожирать*. Организмы консументы, питающиеся живым органическим материалом (см. **Консументы**). Среди них выделяют: 1. *Фитофаги* – растительноядные организмы, представляющие собой первичных консументов (к ним также относятся вирусы, бактерии, грибы и паразитические сосудистые растения). 2. *Хищники* – вторичные консументы (в их числе находятся и паразиты первичных консументов). 3. *Вершинные хищники* – третичные консументы-биофаги – конечные потребители живого органического материала. (При загрязнении среды химическими поллютантами могут больше всех накапливать их в своих организмах.)

**Биохорионы.** От греч. *bios* – *жизнь*, *choros* – *место* и *on* – *сущее*. Элементы горизонтального распределения в биотопах. Более мелкие подразделения, чем *синузии* (см. **Синузии**).

**Биоценоз\***. От греч. *bios* – *жизнь* и *koinos* – *общий*. Исторически сложившаяся устойчивая группа организмов (сообщество микроорганизмов, растений и животных), связанных местом обитания и общностью главнейших экологических признаков, возникших и возникающих в историческом процессе приспособления организмов к условиям среды. Иначе, биоценоз – это вся совокупность живых организмов, населяющих биотоп (живая часть экосистемы, включающая *фауну, флору* и *микрорфлору*). Биоценоз может иметь начало и конец и состоять из большего или меньшего количества членов, занимать большую или меньшую территорию. Синонимы – *биота*.

\*Термин предложен в 1877 г. немецким биологом К. Мёбиусом при изучении им устричных банок и составляющих их организмов.

**Биоциды.** От греч. *bios* – *жизнь* и *caedo (cecidi)* – *умертвить, убить*. Химические соединения, уничтожающие микроорганизмы. Как и к антибиотикам, к биоцидам у бактерий может возникать резистентность. Исключение, по-видимому, составляет только мыло,

содержащее четвертичные аммониевые биоциды (см., например, **Триклозан**).

**Бипедализм.** От лат. *bi* – два, дважды и фр. *pedale* – ножной рычаг < лат. *pedis* – нога. Обязательная двуногость (хождение на двух ногах, двуногая локомоция), свойственная предкам человека. К “нечеловеческим” человекообразным **двуногим** (ранним гоминидам) относят большую группу вымерших видов, включающую преантропов (*Praeanthropus*), таких как ардипитеки (*Ardipithecus* – буквально, “пылкие обезьяны”), сахелантропы (*Sahelanthropus*, от араб. сахель – берег, окраина), оррорины (*Orrorin* – прямоносый) и австралопитеки (*Australopithecus* – южные обезьяны) (см. **Моногамия**). Интересно отметить, что на территории современной Танзании в 1978 г. антропологом Мери Лики\* были обнаружены окаменевшие следы, возрастом 3,6 млн. лет, оставленные на свежесвыпавшем вулканическом пепле тремя особями (двумя взрослыми и одним ребёнком), так называемых, *людей лаэтоли*\*\*\*, говорящие об уверенном передвижении этих гоминидов на двух ногах\*\*\*. По отпечаткам ступней видно, что большой палец ноги у них уже прилегал к остальным, почти как у людей, а не как у ардипитеков. Считается, что это были афарские австралопитеки (*Australopithecus afarensis*, название дано по району Афар в Эфиопии). Следует отметить, что в это же время жили крупные афарские австралопитеки (рост 1,5–1,6 м) по прозвищу Кадануумуу, что на местном наречии означает “большой человек”.

\*Супруга английского антрополога и археолога Луиса Лики (L. Leakey, 1903–1972), сделавшего важные антропологические открытия в Восточной Африке (Эфиопия), в частности, открывшего знаменитую Люси (*Australopithecus afarensis*) (см. **Гоминины**).

\*\*Место находки деревня Лаэтоли, расположенная на краю плато Серенгети (заповедник Нгоро-нгоро) (см. интереснейшие популярные книги немецкого зоолога Бернхарда Гржимека: “Они принадлежат всем”, “Серенгети не должен умереть”, “Энциклопедия животного мира”, в 13 томах, 1967–1972 гг.).

\*\*\*Шимпанзе, бонобо и гориллы иногда неуклюже ходят на двух ногах, но двуногое хождение занимает у них не более 5–10 % времени, поскольку такой способ перемещения для них не совсем удобен (колени у них никогда не выпрямляются полностью). Для древесных обезьян *орангутангов*, обитающих на островах Малайского архипелага – Борнео (Калимантане) и Суматре, зафиксировано почти человеческое двуногое хождение по тонким веткам с выпрямленными коленями; при этом они придерживаются рукой за дополнительную опору (см. **Антропоморфы, Антропоиды**).

**Бипиннария.** От лат. *bi* (*bis*) – двойной, дважды и *pinna* – перо, плавник. Свободноплавающая личинка морских звёзд, имеющая два мерцательных шнура и развивающаяся из *диплеурулы*. В процессе развития превращается в следующую личиночную форму – *брахиолярию* (см. **Диплеурула, Брахиолярия, Аксиальный комплекс**).

**Биполярзация.** От лат. *bi (bis) – двойной, дважды* и *polaris – относящийся к полюсу* (греч. *polos – ось*). Процесс расхождения в ходе митоза хромосом и формирования двух дочерних ядер.

**Биполярные нейроны.** От лат. *bi (bis) – двойной, дважды* и *polaris – относящийся к полюсу*. Нейроны, имеющие один аксон, передающий информацию другим нейронам или клеткам-мишеням, и один дендритный отросток, обладающий множеством ответвлений, приносящих информацию от периферии к телу нейрона. Обычно биполярные нейроны передают сигналы в ЦНС через каскады межнейронных связей (синапсов).

**Бипотентный.** От лат. *bi (bis) – два, двойной, дважды* и *potentia – сила*. Способный к дифференцировке (к развитию) в двух направлениях.

**Биссусовая железа.** От греч. *byssos – тонкая пряжа, хлопок\**. Специальный орган двустворчатых моллюсков (например, жемчужниц), находящийся в “ноге” и вырабатывающий *биссус* – прочный волокнистый белковый материал\*\*, с помощью которого происходит прикрепление моллюска к субстрату.

\*У работников хлопковой промышленности описано профессиональное заболевание лёгких *биссиноз*, развивающееся при длительном вдыхании хлопковой пыли.

\*\*По молекулярной структуре *биссус* близок к *конхиолину* и *фиброину* шёлка членистоногих, а длина нитей у моллюсков рода *Pinna* может достигать 20 см.

**Бисфенолы.** От лат. *bis – двойной, дважды* и *фенолы*. Бисфенол А – компонент, использующийся для изготовления пластиковых бутылок, способный переходить в хранящиеся в них жидкости (напитки). Бисфенолы нарушают процесс нормального деления клеток у эмбрионов, и могут приводить к различным врождённым дефектам у детей. Обладают *эстрогеноподобным действием* (мимикрируют эстрогены), поэтому нарушают процесс половой детерминации в организме мужского пола. Рядом исследований в 2017 г. для бисфенола А был доказан выраженный канцерогенный эффект.

**Бифидобактерии (*Bifidobacterium sp.*).** От лат. *bifidus – разделённый надвое*. Постоянные члены микробного сообщества кишечника – различные виды (и штаммы) молочнокислых бактерий, продуцирующих на протяжении своей жизнедеятельности органические кислоты (главным образом, молочную и уксусную) и поддерживающие нормальное значение рН внутренней среды кишечника. Тормозят развитие условнопатогенной и патогенной микрофлоры, т. е. играют роль природного “щита”, защищающего кишечник и организм в целом от патогенов (см. **Колонизационная резистентность**). Участвуют в процессах пищеварения и по-разному влияют на функциональную активность иммунной системы – одни штаммы стимулируют воспалительные реакции, а другие – их подавляют. Бифидобактерии часто входят в состав продажных пробиотиков. Интересно отметить, что кишечная микрофлора у представителей африканских народностей Хадза и Сандаве (охотники-

собиратели) не содержит молочнокислых бактерий (см. **Симбионтное бактерионосительство**).

**Бланжевый.** От фр. *blanche* – *белый, телесного цвета*. 1. Термин применяется для обозначения этапа спелости семян, когда они приобретают способность прорасти, а их зародыш переходит к автономному питанию. У зерновок злаков этот период носит название периода *восковой спелости*, а у некоторых бобовых – *фазы бурых бобиков*. 2. Термин используется также для обозначения спелости плодов томатов – томаты *бланжевой спелости*.

**Бластема.** От греч. *blastos* (*blast*) – *росток, побег, зародыш*. 1. Устаревший термин, обозначающий окружающую ядро клетки плазму\*. Авторы клеточной теории (1838–1839) – немецкие учёные Матиас Шлейден и Теодор Шванн ошибочно допускали свободное образование клеток из окружающей их *бластемы*, а Шлейден считал, что само ядро образуется из ядрышек. И только Рудольф Вирхов в своём труде, знаменитой книге “Целлюлярная патология” (“*Die Zellulärpathologie*”, 1858 г.) пришёл к выводу о происхождении *клеток исключительно из клеток*, провозгласив знаменитое афористичное выражение: “*Omnia cellula ex cellula*” – каждая клетка (образуется) только из клетки. 2. Всякая, способная к новообразованиям часть живой ткани. 3. Скопление дедифференцированных клеток на раневой поверхности органа (конечности) у амфибий (например, у саламандры), часть которого была ампутирована (см. **Бластема регенерационная**). Показано, что клетки бластемы у саламандры эквивалентны *эмбриональным* клеткам, локализованным в так называемой “*почке развивающейся конечности*”. 4. Скопление стволовых клеток, возникающее в повреждённых частях тела у животных, высокоспособных к регенерации, например, у планарий (установлено, что у планарий активация бластемы происходит под “руководством” гена PIWI). 5. Малодифференцированные клетки (ткань), участвующие в процессах регенерации повреждённых или утраченных тканей. 6. Группа клеток, из которых развивается новая особь при бесполом размножении некоторых беспозвоночных.

\*От греч. *plasma* – *нечто вылепленное*.

**Бластема регенерационная.** От греч. *blastos* – *росток* и лат. *regeneratio* – *возрождение*. При ампутации конечности у взрослого тритона сначала поверхность раны затягивается эпидермисом, а затем из клеток оставшейся культи образуется *регенерационная бластема* (прежде всего из мышечных клеток культи, которые утрачивают дифференцированное состояние – утрачивают миофибриллы) и начинают активно пролиферировать (процесс метаплазии). На следующем этапе регенерации клетки образовавшейся бластемы дифференцируются в мышечные, хрящевые и соединительнотканые клетки регенерирующей конечности. Эпидермис, кровеносные сосуды и нервы образуются из неповреждённых тканей, оставшихся в культе (см. **Регенерация**).

**Бластодерма.** От греч. blastos – *росток* и derma – *кожа*. Совокупность клеток зародыша, находящегося на стадии *бластулы*, и представляющих собой её стенку. В типичном случае бластула – это наполненный жидкостью шарик (*целобластула*), образованный эпителиоподобной стенкой, состоящей из бластомеров (см. **Бластула**). В ходе гастрюляции *бластодерма* даёт начало первичным зародышевым листкам: *эктодерме*, *мезодерме* и *энтодерме*. Синоним – *герминальная мембрана* (germ membrane).

**Бластокинез.** От греч. blastos – *росток* и kinesis – *движение*. Перемещение зародышевой полоски в яйце.

**Бластома.** От греч. blastos – *росток* и oma – *опухоль, вздутие*. Новообразование, опухоль, возникающая из недифференцированных клеток. *Бластома* обычно не имеет стромы. Синонимы: *бластоцитома*, *карциносаркома эмбрионального типа*.

**Бластомеры.** От греч. blastos – *росток* и meros – *часть*. Клетки зародыша, образующиеся на ранних стадиях развития (возникают за счёт процесса дробления зиготы)\*. Другими словами, *бластомеры* – это клетки бластулы (бластоциты). Интересно отметить, что бластомеры для пролиферации не нуждаются в экзогенных факторах роста.

\*Деления-дробления зиготы – деления без предварительного роста.

**Бластопор.** От греч. blastos – *росток* и poros – *отверстие, проход*. 1. Отверстие, возникающее при инвагинации зародыша на стадии гастрюляции. Структура, ведущая в полость гастрюлы, называемую гастроцелью. 2. У зародыша человека бластопор – первичная бороздка.

**Бластостиль.** От греч. blastos – *росток* и stylos – *столб, опора*. Видоизменённый полип у колониальных гидроидов, на котором формируются почкозачатки полового поколения, представленного медузами.

**Бластоцель.** От греч. blastos – *росток* и koilos – *полость*. Центральная полость бластулы развивающегося эмбриона (первичная полость тела зародыша). Достигает наибольшего объёма к концу периода дробления и исчезает в процессе гастрюляции. Синонимы – *сегментационная полость*, *полость дробления* (см. **Миксоцель**, **Стерробластула**, **Схизоцель**, **Целом**).

**Бластоциста.** От греч. blastos – *росток* и kystis – *пузырь*. Эмбриональная структура в виде шара, окружённая клетками *бластомерами* (замкнутый слой которых формирует *трофобласт*), возникающая на той стадии развития зародыша млекопитающих, когда уже обособились клетки, формирующие *внутреннюю клеточную массу* (*зародышевый узелок*, из которого в норме развивается эмбрион) (см. **Синцитиальный трофобласт**, **Трофобласт**). Другими словами, ранняя стадия развития зародыша, предшествующая гастрюле. Бластоциста имеет форму полого пузырька, поэтому её часто называют *зародышевым пузырьком*. Внутренняя клеточная масса (ВКМ) зародышевого пузырька содержит *плюрипотентные* стволовые клетки\*, способные производить

все без исключения дифференцированные клетки взрослого организма. Бластоцисты можно легко вымыть из матки, если они ещё не имплантировались (см. **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**). Синонимы – *зародышевый пузырьёк, бластодермический пузырьёк*.

\*Из клеток внутренней клеточной массы бластоцисты, после удаления трофобласта получают культуры эмбрионных стволовых клеток (ЭСК).

**Бластоцит.** От греч. blastos – *росток* и kytos – *клетка*. Бластомер на стадии морулы или бластулы. На стадии бластоцитов в клетках происходит деметилирование ДНК (в буквальном смысле “стирание” паттернов метилирования отцовских и материнских генов). Однако деметилирование происходит не полностью. Его избегают некоторые диверсифицированные гены (гены, принадлежащие различным по происхождению одноаллельным хромосомам – отцовской или материнской). Затем в процессе гастрюляции определённые гены вновь метилируются (см. **Гены диверсифицированные**).

**Бластула\***. От греч. blastos (blast) – *росток, побег, зародыш*. Зародыш, имеющий форму полого шара и состоящий из мелких клеток бластомеров. Стенка бластулы состоит из одного слоя клеток, окружающих центральную полость (*бластоцель*) и называется *бластодермой* (см. **Бластодерма, Бластоцель**). Другими словами, бластула – это стадия развития зародыша, следующая после морулы, на которой завершается дробление зиготы. У разных видов животных на стадии бластулы зародыш может состоять из разного числа бластомеров (от нескольких сотен до нескольких тысяч). Синонимы – *бластоциста, бластодермический пузырьёк*.

\*Стадию бластулы описал российский эмбриолог К. М. Берг.

**Бластуляция.** От греч. blastos – *росток* и -ia – *условия*. Процесс формирования *бластулы* у животных (у человека – *бластоцисты*).

**Блеббинг.** От англ. bleb – *волдырь, пузырьёк* воздуха (blebby – *пузыристый*) и окончание ing, говорящее о том, что это процесс. Процесс образования серии плазмалемных пузырей (“чётковидных” пузырей), которые, в отличие от пузырьёков, образующихся при *бэбблинге*, возникают медленно и не всегда возвращаются назад в клетку. Другими словами, *бэбббинг* – это нарушение структуры плазматической мембраны (образование мембранных вздутий). Вздутия также могут быть типа *блестеров* (англ. blisters – *водяные пузыри*), образующихся в результате пиноцитоза (см. **Блестеры**).

**Блеббистатин.** От англ. blebby – *пузыристый* и *статин*. Ингибитор АТФазной активности лёгкой цепи миозина, подавляющий клеточную сократимость (актин-миозиновую сократимость\*) и способность клетки подтягивать “хвостовой” отдел и само тело при движении.

\*Актин-миозиновая сократимость клеток особенно важна для формирования “правильных” клеточных слоёв, т. е. в конечном счёте, для образования тканей.

**Блефаропласты.** От греч. blepharon – *веко* и plastos – *вылепленный, образованный*. Одно из названий базальных телец, расположенных у основания жгутиков у некоторых простейших-жгутиконосцев (см. **Базальные тельца, Кинетосомы, Кинетопласты, Стигма**).

**Ближневосточный респираторный синдром (MERS).** Острое, похожее по симптоматике на атипичную пневмонию инфекционное заболевание, протекающее с лихорадкой, сильным кашлем и воспалением лёгких с высокой степенью летальности (до 40 %). Вызывается вирусом из группы коронавирусов – MERS-коронавирусы (см. **Коронавирусы**). Заболевание было описано в 2012 г. египетским вирусологом Али Мохаммедом Заки. В природе носителями MERS-коронавируса являются летучие мыши, от которых были заражены верблюды. На ближнем востоке существует традиция целовать верблюдов, что, возможно, и привело к проблеме.

**Близнецы.** Двойня, родившиеся в одни роды. Различают: 1. *Монозиготных* (monozygotic – *однойяйцевые*) близнецов, которые развиваются из одной яйцеклетки, разделяющейся на ранней стадии эмбриогенеза на две независимо растущие клеточные группы, из которых возникают два индивидуума одого пола и идентичной генетической конституции, т. е. с идентичными геномами\*. 2. *Дизиготных* (dizygotic – *разнойяйцевые*) близнецов, которые могут быть однополыми или разнополыми и генетически различаться как обычные сибсы. *Сиамские близнецы* – любой тип сращения близнецов\*\*. Синоним (англо-сакс.) – getwin (*двойной*), англ. twin.

\*Исследования показывают, что идентичные близнецы на самом деле не такие уж и идентичные; в течение жизни у каждого индивида происходит процесс преобразования наследственной информации и изменения активности генов (см. **Геном, Рассеянный склероз**).

\*\*Названы по примеру впервые описанной и получившей всемирную известность сросшейся двойни из Сиама (близнецы родились в 1811 г.).

**Блистеры.** От англ. blister – *волдырь, водяной пузырь*. Округлые выросты гиалоплазмы, возникающие при отёке клетки. Они характерны для процесса, так называемого *птоцитоза* – образования саркоидных пузырьков, в которых отсутствуют органоиды (см. **Птоцитоз**).

**Блок Прибнова.** Каноническая гептамерная последовательность ТАТААТГ (часть промотора, отвечающая за связывание РНК-полимеразы) в бактериальной ДНК, находящаяся на расстоянии около 10 пар оснований перед стартовой точкой (точкой начала транскрипции в генах).

**Блок разрушения.** Специфическая последовательность из 8–10 аминокислотных остатков, локализованная вблизи N-конца в молекулах циклинов, связывающаяся с так называемым *распознающим белком*, когда в клетке возникает необходимость разрушения циклинов. После этого фермент убиквитинлигаза присоединяет к остаткам лизина, расположенным вблизи *блока разрушения* несколько молекул *убиквитина*. Такой комплекс направляется к *протеасоме*, содержащей протеазы,

где и происходит разрушение регуляторного белка (см. **Протеасомы, Убиквитин**).

**Блок Хогнесса.** Каноническая ТАТА-последовательность, характерная для эукариотических клеток (см. **ТАТА-бокс**).

**Блокирующие антитела.** Второе название (синоним) *неполных антител*, обусловленное тем, что антигены, соединённые со специфическими участками связывания неполных антител, уже не могут реагировать с полными антителами (см. **Полные антитела**).

**Блоттинг.** От англ. blotting – буквально, *промокание* < blot – *пятно*. Процедура визуализации специфического фрагмента ДНК или РНК, находящегося среди примеси множества других молекул, состоящая из целого ряда экспериментальных приёмов. Блоттинг подразделяется на: 1. *Саузерн-блоттинг\** (визуализация необходимых фрагментов ДНК и последующий их отбор). 2. *Нозерн-блоттинг* (визуализация РНК). 3. *Вестерн-блоттинг* (визуализация белков). Методика по Саузерну используется для определения копийности гена (или определённой последовательности) в ткани или клетках, а также для выявления структурных изменений (делеций, вставок, перестановок). Нозерн- и Вестерн-блоттинг используются для определения размеров и количества специфических РНК и отдельных молекул белков. Синоним – *блот-анализ*.

\*Первая процедура названа по имени автора методики, имеющего знаковую фамилию, а остальные два названия возникли как лабораторные жаргонные дериваты её названия (англ. southern – *южный*, northern – *северный* и western – *западный*).

**Блоттинг ДНК по Саузерну (блот-гибридизация).** От англ. blotting – буквально, *промокание* < blot – *пятно*. Способ переноса денатурированной ДНК из агарозного геля на нитроцеллюлозный фильтр для гибридизации с комплементарным зондом. Процедура может быть использована для определения делеций или вставок ДНК-фрагментов больших, чем 50 н. п. Для проведения процедуры геномную ДНК расщепляют на фрагменты и разделяют их электрофорезом в агарозном геле. Затем переносят на мембрану фильтра и фиксируют, получая отпечаток геля, после чего ДНК денатурируют и добавляют зонд, несущий метку, благодаря которой положение ДНК-мишени может быть выявлено.

**Бляшки (пластинки, plaques\*).** Видимые простым глазом очаги разрушения бактериальных клеток, растущих в монослое. Другими словами, пустые места или пятна (негативные колонии), возникающие в местах размножения фагов на бактериальных газонах. Позволяют определять титр вируса. Метод бляшек, применительно к вирусам животных, с использованием культур клеток впервые опробовал в 1952 г. итальянский цитолог Ренато Дульбекко. С тех пор в количественную вирусологию вошли также методы культуры клеток.

\*От англ. plaques – *диск, пятно сыпи* (мед.), *дощечка, пластинка*.

**Боаса-Эвальда завтрак.** Пробный завтрак, состоящий из 50 граммов белого хлеба и стакана тёплой воды, после которого производят исследование желудочного сока.

**Бокавирусы.** От лат. (bo)vine – *корова* и (ca)pine – *собака* и *вирусы*. Вирусы семейства *Parvoviridae*, рода *Bocavirus*. Первоначально к роду бокавирусов относились два вируса: бычий парвовирус (*Bovine Parvovirus*, BPV, выявленный в 1961 г. у телят, страдающих диареей) и мельчайший вирус собак (*Minute Virus of Canines*, MVC, выделенный из фекалий собак в 1970 г.), откуда и было произведено родовое название. В 2005 г. в Швеции был описан новый вирус, точное название которого – бокавирус человека (*Human Bocavirus*, HBoV), являющийся этиологическим агентом ряда острых респираторных заболеваний человека (получил обозначение вирус I-типа), а в 2007 г. в фекалиях детей, страдающих острым *гастроэнтеритом*, был обнаружен бокавирус II-типа. Бокавирусы имеют небольшие размеры (18–26 нм), икосаэдрическую форму капсида и содержат линейный одноцепочечный ДНК-геном, длина которого колеблется от 4 до 6 тыс. оснований. Три рамки считывания HBoV кодируют неструктурный ДНК-связывающий белок NS1, участвующий в транскрипции генов, неструктурный белок NP1 с неизвестной функцией и два капсидных белка VP1 и VP2. Репликация вируса протекает в ядре клетки-хозяина, находящейся в S-периоде, через создание двухцепочечной молекулы ДНК.

**Болезни накопления.** Заболевания, обусловленные недостаточностью лизосом, вызываемой первичными мутациями в генах, детерминирующих образование ферментов. Например, при болезни Помпе в лизосомах происходит накопление гликогена, из-за отсутствия у таких больных кислой  $\alpha$ -гликозидазы. В настоящее время уже известно около 30-ти генетических заболеваний, связанных с патологией лизосом.

**Болезни накопления мукополисахаридов.** Генетические заболевания, связанные с недостаточностью лизосомных ферментов\*, участвующих в разрушении мукополисахаридов (глю(и)козоаминогликанов) – *гепарансульфата* и (или) *дерматансульфата*. Эти соединения выделяются с мочой, но в большей степени накапливаются в тканях (в клетках и межклеточном пространстве, вызывая прогрессирующую деграцию и гибель клеток). Болезни накопления обычно приводят к смерти уже в раннем возрасте (до 10 лет).

\*Обнаружена недостаточность 10 специфических лизомных ферментов-гидролаз, участвующих в последовательных реакциях расщепления мукополисахаридов. Поэтому дефект предыдущей гидролазы блокирует все последующие реакции.

**Болезни образа жизни (lifestyle diseases).** Понятие, совпадающее во многом с понятием “болезни цивилизации”. К ним относят ожирение, диабет второго типа, атеросклероз, гипертонию, сердечно-сосудистые заболевания, включая инфаркты и инсульты, а также многие расстройства гормональной и иммунной систем, болезни ЖКТ, остеопороз, депрессии,

СХУ и фобии. Согласно современным представлениям такие факторы внешней среды как: физическая активность, характер и режим питания, вредные привычки и уровень стрессов, загрязнение окружающей среды влияют на характер экспрессии генов, что отражается на состоянии здоровья людей. Частоты тех или иных заболеваний, например, рака (их эпидемиологическая картина) различны в разных странах, причём миграция населения меняет эту картину, и мигранты начинают болеть теми болезнями, которые характерны для коренного населения. *Наши болезни – это достижения нашего образа жизни* (см. **Болезни цивилизации**).

*Все болезни имеют свой материальный субстрат.*

**Болезнь (заболевание).** Согласно одному из законов Мэрфи (Murphy-law), всё, что может испортиться, портится. Человеческий организм, как очень сложная система, не исключение. По общепринятому мнению болезнь – это нарушение нормальной (точнее, типичной) жизнедеятельности, которое приводит к снижению приспособляемости, а также любых видов активности организма. Часто болезнь буквально запирает человека в самом себе и лишает его контактов с внешним миром. Описано более 30 000 различных заболеваний, в том числе более 6000 с генетической составляющей\*. С точки зрения житейского опыта легко заметить, что вероятность возникновения болезни всегда выше, чем вероятность выздоровления. Болезни всегда возникают на фоне определённой генетической конституции, предопределяющей развитие болезни, её протекание и излечение (или невозможность излечения). Другими словами, возникновение болезни и характер её течения зависят от генетического полиморфизма индивида (однако помимо генов важнейшим фактором риска для возникновения болезней является увеличивающийся возраст; с возрастом накапливаются различные повреждения). Эволюционный процесс всегда направлен на выработку удивительных по своей сложности адаптаций, но он оказался бессильным перед многими болезнями, что позволяет думать об **определённом биологическом смысле болезней**. Выходит, что в самом деле *эволюция заставляет нас болеть*. Интересно то, что мы расплачиваемся многими болезнями за определённые эволюционные достижения; за многоклеточность – раком, за прямохождение – болезнями позвоночника и суставов, за развитие мозга – атеросклерозом и сосудистыми патологиями, а некоторые болезни, например, паховые грыжи – результат унаследованного от далёких предков алгоритма эмбрионального развития хордовых. На современном этапе технологической эволюции человек также платит за комфорт, за обилие еды, за свои пагубные пристрастия и привычки\*\*. Существует непреложная закономерность – чем сильнее депрессивное состояние психики человека и его неудовлетворённость жизнью, тем выше

вероятность возникновения какого-либо соматического заболевания. Во многих случаях триггерным (пусковым) механизмом является длительный или очень сильный стресс. Такой стресс образно можно рассматривать как *“выключатель жизни”*. К сожалению, большинство заболеваний внутренних органов, в том числе неизлечимых, возникают исподволь, не вызывая первоначально каких-либо симптомов и боли. Как писал ещё в 1949 г. известный французский хирург Рене Лериш (R. Leriche, 1879–1955): *“Болезнь – это драма в двух актах, из которых первый разыгрывается в наших тканях при потушенных огнях, в глубокой темноте, даже без намёка на болевое ощущение. И лишь во втором акте начинают зажигаться свечи – предвестники пожара, потушить который в одних случаях трудно, а в других невозможно...”*. Многие инфекционные заболевания (в первую очередь вирусные) – это результат действия эволюционного процесса. Вирусы и другие микроорганизмы, спасаясь от реакций иммунной системы, очень быстро изменяются, и наша система защиты не успевает приспособиваться к этим переменам (красноречивый пример – грипп), хотя гены, ответственные за иммунные реакции, – самые быстро эволюционирующие в геноме человека гены. Хорошо известно, что любой агент, требующий адаптации, вызывает стресс. А поскольку любые болезни влекут за собой те или иные адаптивные реакции, то и любая болезнь связана с определёнными проявлениями стресса. Отсюда следует, что болезнь может вызвать стресс и стресс может вызвать болезнь. Однако болезнь более широкое биологическое понятие, включающее как неспецифические, так и специфические проявления, а стресс отражает только общие неспецифические проявления болезни. Эти неспецифические клинические проявления состояния *“напряжения”* Ганс Селье назвал *“общим адаптационным синдромом”* (ОАС). При любом заболевании ОАС накладывает свой отпечаток на клинические проявления болезни, а в некоторых случаях, не действие самого патогенного фактора, а вызванная им неадекватная реакция организма и составляет сущность патологического процесса (это так называемые *болени адаптации*) (см. **Стресс**). Кроме того, уже хорошо известно, что повышенная активность лимбической системы и гормоны стресса вызывают вторичные эффекты, приводящие к хроническому воспалению (в качестве примера можно привести болезнь Крона). Наконец, следует добавить, что любая болезнь имеет и психическую составляющую.

*Для того, чтобы быть здоровым, необходимо быть немного больным* – такова парадоксальная суть эффективного приспособления организма к среде. Фактически это также и суть эволюционных процессов вообще. Следует добавить, что есть основания считать, что организм часто способен обращать возникающую патологию себе на пользу. Ещё Авиценна знал о возможности излечения одного заболевания при помощи другого. Также хорошо известно, что некоторые заболевания препятствуют развитию других заболеваний, как, например,

при серповидно-клеточной анемии затруднено развитие в эритроцитах малярийного плазмодия (см. **Анемия**). Синоним – *патология*.

\*Все заболевания можно подразделить на три типа: 1. Генетические моногенные (“поломка” в одном гене) или полигенные (“поломка” в нескольких генах) заболевания. 2. Мультифакториальные заболевания (для них значение имеют как генетические факторы, так и факторы окружающей среды). 3. Заболевания, обусловленные факторами внешней среды. *К сожалению, Природа постоянно “поставляет” новые случаи совершенно неизвестных науке заболеваний (каждый год появляется минимум одно новое заболевание), и этот процесс, по-видимому, не остановим.* А, может, просто мы научаемся их распознавать?!

\*\*Луи Пастер, имея ввиду инфекционные заболевания, образно говорил: “90 % болезней мы выпиваем с водой”. В настоящее время можно добавить, что современные люди заболевают также и от “хорошего аппетита”. И чем старше человек, тем разрушительнее для него оказывается привычный по объёму рацион питания, и физиологическая в прошлом норма переходит в категорию, обозначаемую как хроническое переедание, приводящее к ожирению.

Физиолог Леон Абгарович Орбели (1882–1958) считал, что болезни нельзя полностью смоделировать экспериментально, но сами они представляют удобные модели для изучения не только патологических состояний, но и нормальных физиологических механизмов. По Н. В. Бехтеревой мозг, адаптируясь к болезни, затем препятствует её излечению. В результате возникает матрица болезни, которую можно разрушить только через дезадаптацию.

**Болезни цивилизации\***. Заболевания, присущие исключительно людям. К ним, в первую очередь, относятся атеросклероз, артериальная гипертензия, ишемическая болезнь и инфаркт миокарда, язвенная болезнь, аллергические и нейродегенеративные заболевания. Сюда же можно отнести и эпидемию ожирения, охватившую развитые страны.

\*Термин “болезни цивилизации”, или “болезни прогресса” появился во второй половине XX столетия. Само название говорит о неразумной, безответственной реализации человечеством благ, предоставляемых цивилизацией. Статистика приводит удручающие данные о смертности от ишемической болезни сердца в развитых странах по сравнению с развивающимися. В последних этот показатель заметно ниже, однако темпы прироста его начинают опережать темпы роста в развитых странах, что говорит о резких изменениях жизненного уклада и в этих странах. Ученые считают, что основные причины болезней цивилизации коренятся в характере и темпе жизни современных людей, который постоянно возрастает, а с ним и возрастает уровень стрессогенности нашей жизни, количество отрицательных эмоций, нестабильность и неуверенность людей в завтрашнем дне, конкурентный характер нашей жизни. В связи с этим появился даже специальный термин “катехоламиновый удар” – неременный спутник стрессовых ситуаций, формирующий условия

для возникновения в сердце мелкоочаговых некрозов (участков омертвления сердечной мышцы). Нас преследует также резкое увеличение заболеваний, обусловленных экологическими проблемами. Появился даже целый ряд научных дисциплин, в названиях которых присутствует слово “экология”, например, экологическая патофизиология. Ещё одна из причин – неконтролируемое, неадекватное и неумеренное употребление лекарственных средств, их доступность и “навязываемость” вездесущей рекламой. Эта ситуация обозначается термином “иатрогения”.

**Болезнь Аддисона.** Первичная недостаточность надпочечников, обусловленная низким уровнем глюкокортикоидов, синтезирующихся в коре надпочечников. Характеризуется пониженным артериальным давлением, выраженной чувствительностью к инсулину (приводит к гипогликемическим состояниям), непереносимостью стресса, анорексией, тошнотой и слабостью. Сопровождается усиленной пигментацией кожи, связанной с повышенной активностью меланоцит-стимулирующего гормона (МСТГ) и повышенной секрецией АКТГ. Заболеванием страдал 35-й президент США Джон Фицджеральд Кеннеди, который был всегда покрыт бронзовым загаром, скрывавшим пигментные пятна. Синоним – “*бронзовая болезнь*”. Состояние, связанное с избытком глюкокортикоидов (в том числе и при долговременном введении кортизола) называют *синдромом Кушинга*.

**Болезнь Альцгеймера (Альцхаймера)\*.** Наиболее распространенная форма нейродегенеративной (когнитивной) патологии позднего возраста (страдает каждый третий человек, доживший до 85 лет), при которой поражаются, главным образом, *холинэргические нейроны* коры головного мозга (височных долей) и гиппокампа (образования, ответственного за формирование механизмов памяти). При этом после постановки диагноза через 1–3 года головной мозг буквально “усыхает” (появляются пустоты и увеличиваются объёмы желудочков) за счёт отмирания нейронов коры и гиппокампа. Прогнозируется, что к 2050 г. болезнь может поразить до 100 млн. человек в мире (в 2012 г. было зарегистрировано около 30 млн. больных). Заболевание обычно выявляется в возрасте 60–70 лет, поэтому его ещё называют *сенильным\*\** слабоумием, и проявляется потерей памяти, когнитивных функций и деградацией личности, хотя ряд органических изменений мозга начинается за 5–20 лет до проявления явных клинических симптомов (см. **Предикторы**). Накапливается всё больше данных, говорящих о том, что болезнь Альцгеймера возникает и развивается подобно прионным нейродегенеративным заболеваниям, т. е. запускается патогенными формами нормальных клеточных белков, которые слипаются в нерастворимые агрегаты (см. **Прионы**). Согласно амилоидной гипотезе, механизм развития болезни связан с формированием в ткани мозга на поверхности нейронов сгустков *аберрантных* белков – амилоидных бляшек, состоящих из бета-амилоидных пептидов (А-бета (A $\beta$ ) – фрагментов *амилоидного белка предшественника* – APP)\*\*\*, нарушающих

межнейронные связи и приводящих к образованию внутриклеточных нерастворимых белковых агрегатов (клубков), состоящих из *tau*-белка. Эти амилоидные бляшки и *tau*-агрегаты запускают процесс дегенерации нейронов через механизм апоптоза. В экспериментах на трансгенных мышах, вырабатывающих аномальный человеческий *tau*-белок в нейронах так называемой *энториальной коры* (нижней части гиппокампа), показано, что белок со временем начинает распространяться за пределы энториальной коры от нейрона к нейрону в другие отделы мозга, подобно вирусной инфекции. Именно в энториальной коре начинается процесс отмирания нейронов при болезни Альцгеймера, и он подобен распространению цепной реакции. Уже идентифицированы гены *GLIS3*, *TREM1,2* и *TREM2*, связанные с высоким уровнем *tau*-белка в спинномозговой жидкости, который освобождается при разрушении клеток. Эти гены влияют не только на уровень *tau*-белка, но и повышают риск развития болезни.

Заболевание также сопряжено с повреждениями сосудов головного мозга и часто заканчивается геморрагическими инсультами. Давно известно, что у больных чаще встречается гомозиготность по аллели *APO-E4\*\*\*\** гена, кодирующего *аполипопротеин-E* (транспортёр холестерина) и, по-видимому, являющегося важнейшим фактором риска заболевания (у женщин ген *APO-E4* наиболее тесно связан с этой патологией). Существуют данные, говорящие о том, что полиморфизм гена *APO-E4* определяет характер течения болезни Альцгеймера. Аполипопротеиды *E* помогают кластеризации молекул *A-бета*. Кроме того, связываясь с некоторыми внутриклеточными белками, они вызывают их агрегацию и формирование внутриклеточных фибриллярных пучков. Наконец, связываясь с внеклеточным  $\beta$ -амилоидом, они способствуют увеличению плотности амилоидных бляшек и, тем самым, ускоряют процесс нейродегенерации. Показано также, что длительное воспаление и микротравмы мозга могут приводить к нейродегенеративной патологии (отмечена высокая частота заболевания среди боксёров и футболистов). Кроме того, обнаружено, что у больных с синдромом Альцгеймера в клетках головного мозга подавлена активность некоторых генов в результате снижения уровня ацетилирования гистонов, локализованных в этих участках хроматина. Отсюда был сделан вывод, что лекарства, созданные на основе ингибиторов *гистоновой деацетилазы*, могут оказаться перспективными терапевтическими средствами в лечении возрастных нейродегенеративных расстройств. Обнаружено также, что за несколько лет до проявления клинических симптомов болезни в ткани мозга увеличивается содержание фосфорилированного *tau*-белка – другого ключевого маркера многих нейродегенеративных заболеваний. В результате *tau*-белок образует *tau*-нити, сворачивающиеся в клубочки, блокирующие аксональный и дендритный внутриклеточный транспорт, что и выводит нейроны из строя (см. **Бета-амилоид, Белки-*tau* ( $\tau$ -белки), Пресенилины, Секретазы**). Наконец, обнаружена и редкая

наследственная форма заболевания, встречающаяся в Колумбии (город Медельин), связанная с мутацией (получившей имя *paisa*, от названия жителей этого региона), обуславливающей раннее развитие болезни (в возрасте от 30 до 40 лет). В другом городе Колумбии Ярумааль, насчитывающем всего 45 тысяч жителей, каждый 9-й его житель страдает болезнью Альцгеймера. Установлено, что в городе распространены близкородственные браки, что может быть причиной наследственной формы заболевания.

В ноябре 2017 г. были опубликованы данные, согласно которым болезнь Альцгеймера может возникать за пределами головного мозга (см. **Парабиоз**). Появились также данные, указывающие на то, что гены, отвечающие за возникновение болезни Альцгеймера, необходимы в эмбриональный период развития и в раннем детстве, когда происходит формирование мозга, которое обычно заканчивается в 6 лет. Отсюда, гены, выгодные в раннем возрасте, могут стать разрушительными в более зрелые годы жизни. Компанией “Genentech” (Сан-Франциско, США) уже получен таргетированный препарат “Crenezumab”, представляющий собой антитела, способные связываться с бета-амилоидным белком и препятствовать образованию его агрегатов, клинические испытания которого начались в 2013 г.\*\*\*\*. Однако и с помощью таргетных антител проблема лечения болезни Альцгеймера оказалась неразрешимой. Поэтому учёные заняты поиском альтернативных диверсифицированных подходов. В начале 2017 г. появились сообщения (Forbes) об улучшении памяти и когнитивных способностей у пациентов, которым проводили противовоспалительную терапию.

В настоящее время стало уже ясно, что когда мозг интеллектуально загружен, вероятность развития болезни снижается. Установлено, что гены, ответственные за снижение концентрации амилоидных пептидов и защиту нервных клеток у “интеллектуально” и физически активных мышей, работают с большей отдачей. Этот эффект следует считать не терапевтическим, а профилактическим. Следует отметить, что борьба с курением *увеличила частоту!* встречаемости болезни Альцгеймера (см. **Мозг головной**).

И последнее, китайские популяционные генетики на основании обширных геномных исследований (ими были изучены геномы 90 человек африканского, азиатского и европейского происхождения) опубликовали в 2015 г. эволюционный сценарий (BioRxiv), согласно которому болезнь Альцгеймера возникла у человечества как следствие развития интеллекта. Эволюция мозга, приведшая к повышению умственных способностей, потребовала новые метаболические условия, вследствие возникновения которых мозг одновременно приобрёл и новые заболевания. При этом произошло изменение, по крайней мере, шести генов, предположительно усиливающих межнейронные связи, в результате чего человек стал умнее своих ближайших родственников гоминин. Но оборотной стороной приобретения “генов интеллекта” оказалась болезнь, поскольку

она ассоциирована также с новоприобретёнными генами. Воистину, за всё приходится платить! Синонимы – *деменция Альцгеймеровского типа, старческая деменция, сенильная деменция*.

\*Болезнь была названа немецким психиатром Эмилем Крепелином (Emil Kraepelin, 1856–1926) в честь немецкого невропатолога Алоиса Альцхаймера (Alois Alzheimer, 1864–1915), впервые описавшего в 1906 г. *белковые бляшки*, находящиеся в ткани мозга вне нейронов, и клубочки, локализованные в теле нейронов, характерные для заболевания. В США часто используют синоним – *болезнь Рейгана* (по имени президента Рональда Рейгана, страдавшего этим заболеванием).

\*\*От лат. *senilis* – *старческий*. Вспомните, имя древнегреческого философа Сенеки, которое означает “Старик”. В развитых странах частота заболевания достигает 30 % среди людей старше 70-ти лет, но в последнее время наблюдается тенденция к омоложению заболевания и первые симптомы могут проявиться уже в 40 лет. Считается, что на проявление болезни влияют не только генетические факторы, но и окружающая среда. Установлено, что *билингвизм* (двухязычие) отодвигает развитие нейродегенеративных процессов позднего возраста на 4–5 лет в случаях генетической предрасположенности болезни у человека, увеличивая его ожидаемый общий когнитивный ресурс. (В то же время следует отметить, что полиглоты не бывают высоколобыми интеллектуалами!)

\*\*\*Трансмембранный белок APP – *amyloid-beta precursor protein*. В норме он подвергается расщеплению при участии протеаз-секретаз с образованием пептидов А-бета (амилоидных пептидов, содержащих 40–42 аминокислотных остатка, которые образно называют “производителями” бляшек). В свою очередь, разрушением этих пептидов ведаёт фермент *неприлизин*. Оказалось, что клетки головного мозга человека образуют великое множество форм генов APP (см. **Соматическая рекомбинация**).

\*\*\*\*Различные аллели гена APO-E участвуют в метаболизме холестерина и при этом вносят определённый вклад в развитие болезни Альцгеймера. И если APO-E4 – это аллель повышенного риска развития болезни, то аллель APO-E2, напротив, защищает своего носителя (см. **Липопротеиды**).

\*\*\*\*\*Израильскими учеными из Тель-Авивского университета разработана вакцина, активирующая макрофаги и клетки иммунной системы против скоплений амилоидных белков в ткани головного мозга у мышей с имитацией болезни Альцгеймера. Недавно было обнаружено, что компонент оливкового масла *олеокантал*, вызывающий неприятное жжение в горле, увеличивает в головном мозгу содержание белка, выводящего бета-амилоид, а также содержание фермента, разрушающего бета-амилоидный белок. В клинической практике существуют и нефармакологические методы (методы нейромодуляции), такие как транскраниальная магнитная стимуляция (TMS), стимуляция глубоких структур головного мозга (DBS), транскраниальная стимуляция

постоянным током (tDCS). Определённые надежды в будущем возлагаются и на методы оптогенетики (см. **Оптогенетика**).

**Болезнь Бехтерева\***. Проявляется воспалением и деформацией позвоночника. Болезнь ассоциирована с антигеном, кодируемым локусом В27\*\* системы HLA (см. **Главный комплекс гистосовместимости человека**). Синоним – *анкилозирующий спондилит*.

\*Владимир Михайлович Бехтерев (1857–1927) – выдающийся русский невропатолог, психиатр и психолог, поставивший Сталину диагноз паранойя, за что, скорее всего, и поплатился жизнью. Предпринял попытку создания широкого учения о личности, которое могло лечь в основу правильного воспитания человека и преодоления аномалий в поведении людей.

\*\*Более чем у 90 % людей, страдающих этим заболеванием, присутствует антиген В27, в то время как в целом в популяции он встречается лишь у 5 % людей. Поэтому антиген В27 в некоторых случаях может рассматриваться как диагностический маркёр *анкилозирующего спондилита*.

**Болезнь Вильсона**. Редкое заболевание человека, характеризующееся отложениями меди в различных органах и тканях (головном мозгу, печени, сетчатке глаза). Приводит к дисфункциям нервной системы и циррозу печени.

**Болезнь Герстманна-Штройсслера-Шейнкера**. Наследуемое хроническое заболевание нервной системы, проявляющееся в преклонном возрасте и приводящее к летальному исходу. Относится к так называемым *прионовым заболеваниям*. Вызывается мутацией в *прионовом* гене PRP, приводящей к замене пролина на лейцин в 102-м положении.

**Болезнь Гирке**. Гликогеноз типа Ia (см. **Гликогенозы**). Морфологически заболевание характеризуется накоплением в печени и извитых почечных канальцах избыточного количества гликогена. Печёночные клетки буквально “нафаршированы” гликогеном так, что деформируются, и цитоплазма обнаруживается только на периферии под плазматической мембраной. Масса гликогена может достигать 15 % массы печени. Причиной заболевания является недостаточность глюкозо-6-фосфатазы в печени, почках и клетках кишечника. В результате ни глюкагон, ни адреналин не повышают уровень глюкозы в крови, т. е. запасы гликогена оказываются для организма недоступными. Как вторичное следствие развиваются кетоз и гиперлипемия. Для болезни также характерно избыточное накопление пуринов и гиперурикемия\*.

\*При недостаточности Г-6-Ф-азы возникает хронический молочнокислый ацидоз, приводящий к увеличению порога секреции уратов почками и их отложению в тканях.

**Болезнь Гоше**. Лизомная болезнь накопления – редкое заболевание человека, обусловленное *дефицитом фермента глюкоцереброзидазы* в лизосомах, приводящим к отложению сфинголипидов в различных органах, особенно в костном мозгу, селезёнке, печени и лёгких

(см. **Сфинголипиды**). Клинически проявляется увеличением печени, селезёнки, снижением уровня тромбоцитов и аномалиями скелета. Во всём мире этим недугом поражены примерно 10 000 человек.

**Болезнь Дента.** Генетическое заболевание, характеризуется избыточным выведением белка и  $\text{Ca}^{2+}$  с мочой и образованием почечных камней (почечных конкрементов, или уролитов). Вызывается мутациями в гене, кодирующем CIC-5– изоформу внутриклеточного хлоридного канала.

**Болезнь Крейцфельдта-Якоба (БКЯ).** Человеческая разновидность “коровьего бешенства”. Редкое, смертельное, спорадическое прионное нейродегенеративное (деструктивное) психическое заболевание\* (стремительно развивающаяся форма слабоумия), приводящее к разрушению мозга (характерен губчатый мозг как при болезни куру), впервые описанное в 1900 г. немецким врачом Хансом Крей(т)цфельдтом (Hans Creutzfeldt) у одиннадцатилетней девочки. Позднее эта патология была, скорее всего, ошибочно ассоциирована Альфонсом Якобом с БКЯ, которая более характерна для людей преклонного возраста и относится к *прионовым заболеваниям*. По клиническому течению походит на “вертячку” у овец\*\* и губчатый энцефалит, или “коровье бешенство” у крупного рогатого скота\*\*\*. В 1996 г. обнаружены клинические формы, передающиеся через заражённое мясо и поражающие молодых людей. Кроме того, у некоторых детей, страдающих нанизмом, которых лечили гормоном роста, выделенным из гипофизов умерших людей, впоследствии также развивалась болезнь Крейцфельдта-Якоба. В 70-е годы появились случаи *ятрогенного*\*\*\*\* заражения пациентов БКЯ через электроды, вводимые в мозг для диагностических целей. Классическая форма БКЯ вызывается мутацией в прионовом гене PRP, приводящей к замене остатка аспартата на аспарагин в 178-ой позиции (см. **Прионы**).

В 2007 г. в журнале Lancet было опубликовано сообщение об обнаружении химического соединения, обозначаемого как L-13 и обладающего чрезвычайно высоким сродством к прионным белкам человека и хомячка (как патогенным, так и нормальным прионам). На основе этого соединения был изобретён фильтр, названный P-Capt (“Уловитель прионов”), позволяющий очищать кровь от прионных белков, что и было успешно проверено на хомячках. Единственным условием эффективной работы фильтра является предварительное удаление из крови лейкоцитов, поскольку с ними связано большинство молекул прионов. Таким образом появилась возможность предотвращения распространения заболевания через донорскую кровь.

\*Встречается один случай на миллион человек. Возможны варианты и инфекционные. Эпидемическая вспышка “коровьего бешенства”, случившаяся в 80-е годы XX века в Англии, породила серьёзные и даже панические опасения массового заражения людей через говяжье мясо. Но, к счастью, межвидовая пероральная трансмиссия “коровьих прионов” человеку оказалась маловероятной; число заболевших ограничилось

несколькими десятками человек, и в основном это были люди с гомозиготным генотипом PRP-гена, который кодировал белок с метионином (вместо валина) в 129 позиции. В то же время британские исследования образцов тканей, удалённых аппендиксов, показали, что носителями патогенных прионов может быть один из 4000 человек, а исследования присутствия прионов в селезёнке, проведённые французскими учёными, показали ещё более удручающую картину!

\*\*\*"Вертячкой" называют инфекционную болезнь овец, вызываемую вирусом шотландского миелозэнцефалита (энцефаломиелита), который передаётся клещами вида *Ixodes ricinus*.

\*\*\*Название *губчатая энцефалопатия* отражает состояние мозга, который из-за гибели нейронов становится похожим на губку, или швейцарский сыр.

\*\*\*\***Ятрогения (ятрогенные заболевания)** – от греч. *iatros* – врач и *genos* – род, порождение. Заболевания, вызванные медицинскими вмешательствами или неосторожно сказанным врачом словом.

**Болезнь Крона\***. Региональный энтерит. Хроническое неспецифическое гранулёматозное воспаление слизистой оболочки кишечника аутоиммунного происхождения. Затрагивает в основном терминальные отделы подвздошной кишки, характеризуется язвами\*\* с образованием фистул, сужением просвета и утолщением стенок за счёт фиброза и лимфоцитарной инфильтрации. Клинически проявляется болями в животе, диареей, повреждениями суставов. Обнаружено наличие связи заболевания с делецией участка длиной в 20 тыс. пар нуклеотидов, который расположен перед сайтом инициации транскрипции гена *IRGM*\*\*\*. Предполагают также, что в основе заболевания лежат нарушения системы *аутофагии*, которая не справляется с бурно размножающейся кишечной микрофлорой. Классическое лечение преднизолоном малоэффективно и может приводить к раку. Оказалось, что самым эффективным средством лечения являются гельминты власоглавы, нормализующие активность иммунной системы (см. **Аутоиммунные заболевания**). Синонимы – *болезнь гранулёматозная, гранулёматозный энтерит*.

\*По имени американского врача Крона (В. Crohn, 1884 – 1983), описавшего заболевание.

\*\*Язва – лат. *ulcer*.

\*\*\*Этот ген опосредует уничтожение патогенов, проникающих в организм.

**Болезнь куру (куру-куру)**. Смертельное заболевание головного мозга, распространившееся в форме эпидемии в 50-х годах прошлого века у папуасов (большой частью у женщин и детей) племени Форэ\* в Папуа Новая Гвинея, практикующих ритуальный каннибализм (см. **Антропофагия**). Клинические признаки начала заболевания – дрожь в конечностях, переходящая на всё тело, приступы беспричинного смеха и неразборчивость речи. Обычно через год такие больные погибали.

Болезнь куру вызывается патогенными прионами, и представляет собой своеобразную природную форму *скрепи* у людей\*\*.

\*Сейчас уже ясно, что причиной эпидемии загадочной болезни куру послужили древние каннибальские традиции племени, заключающиеся в уникальном погребальном ритуале прощания, при котором тело умершего родственника разрезали на части, варили и съедали. Женщины и дети поедали лучшие части – мозг и внутренние органы и заболевали первыми.

\*\*С эпизоотией скрепи у овец (заболевания из группы так называемых медленных инфекций, поражающих только ЦНС и приводящих к губкообразному состоянию головного, а иногда и спинного мозга) английские фермеры столкнулись ещё в середине XVIII века. Вся эта группа необычных заболеваний получила название “*трансмиссивные губкообразные энцефалопатии*” (см. **Прионы, Скрепи, Болезнь Крейцфельдта-Якоба**).

**Болезнь с запахом кленового сиропа (maple syrup disease).** Генетическое нарушение метаболизма некоторых аминокислот. Приводит к появлению в моче большого количества валина, лейцина, изолейцина и аллоизолейцина, придающих моче необычный запах, напоминающий запах кленового сиропа. В отсутствие строгой диеты у ребёнка развивается задержка умственного развития, заканчивающаяся летальным исходом.

**Болезнь I-клеток (I-клеточная болезнь).** От англ. словосочетания *inclusion cells* – клетки, содержащие включения. Редкое генетическое нарушение, поражающее в основном соединительную ткань, при котором в лизосомах фибробластов отсутствуют почти все обычные для них ферменты, проявляющие при этом исключительно высокую активность в сыворотке крови. В результате в клетках накапливаются различные виды не деградированных молекул (тельца включения). Установлено, что при I-клеточной болезни наблюдается недостаточность фермента GlcNAc-фосфотрансферазы\*, что приводит к отсутствию в лизосомных ферментах топической метки (лизосомного маркера) – маннозо-6-фосфата (Man-6-P), присутствующего в нормальных клетках на специальном N-связанном углеводном остатке, и такие ферменты не связываются с Man-6-P рецептором и, соответственно, не поступают из аппарата Гольджи в лизосомы. Отсюда следует, что I-клеточная болезнь обусловлена нарушениями в механизмах внутриклеточной сортировки белков. Синонимы – *болезнь телец включения, муколипидозы II и III*.

\*Фермент, присоединяющий фосфодиэстер-связанный N-ацетилглюкозаамин к остатку маннозы в гликопротеине.

**Болезнь легионеров.** Тяжёлая пневмония, развивающаяся в основном у людей пожилого возраста (иммунокомпromетированных), этиологическим фактором которой являются широко распространённые в почве и застойных водоёмах (а также в накопительных системах водоснабжения, например, водонапорных башнях) грамотрицательные бактерии вида *Legionella pneumophila* (обычный спутник амёб

и цианобактерий). Синонимы – *легионеллёз, Питсбургская болезнь\**. Заболевание можно отнести к группе “болезней цивилизации, или прогресса”.

\*Заболевание, известное только с 1976 г., когда одновременно в Филадельфии заболели и умерли очень многие пожилые участники Конгресса “Американского легиона”. Инфицированию способствовали кондиционеры с водяным охлаждением, в которых бактерии нашли благоприятную среду обитания. А в 1978 г. в США вспыхнула эпидемия легионеллёза. Оказалось, что источниками распространения инфекции стали не только системы кондиционирования воздуха с водяным охлаждением, но и рециркуляционные фонтаны, расположенные как в помещениях, так и на открытом воздухе.

**Болезнь Лу Герига.** Официальное название – *боковой (латеральный) амиотрофический склероз* (БАС) (где лат. *lateralis* – боковой, греч. частица *отрицания a*, *mys* – мышца, *trophe* – питание и *sklerosis* – затвердевание). Прогрессирующее нейродегенеративное заболевание спинного мозга. Болезнь характеризуется мышечной атрофией, приводящей к обездвиживанию больного человека, вследствие дегенерации исключительно двигательных нейронов передних рогов спинного мозга (чувствительные нейроны остаются интактными)\*. Заболевание привлекло к себе внимание только после того, как оно было диагностировано в 1939 г. у знаменитого американского бейсболиста Лу Герига\*\*, именем которого оно и названо. В отличие от других нейродегенеративных заболеваний, при БАС дегенерация двигательных нейронов начинается с разрушения синапсов, с последующей атрофией аксонов, что приводит их к фрагментации и утрате связи с мышечными волокнами. В последующем разрушается и тело самого нейрона. Наиболее распространена спорадическая форма заболевания, при которой в крови больных людей резко снижен уровень фактора роста сосудистого эндотелия (ФРСЭ). Наследственные, т. е. генетически обусловленные формы заболевания, передающиеся от поколения к поколению, встречаются реже (до 10 % случаев), и с ними связаны несколько ассоциированных генов, число которых постоянно растёт, запутывая картину развития заболевания. Например, у 20 % больных наследственной формой была выявлена мутация в гене медь/цинк-зависимой супероксиддисмутазы (SOD1), который находится на 21-ой хромосоме. Эта мутация приводит к образованию токсической формы SOD1-белка с изменённой конформацией, который не только теряет свою нормальную функцию, но и становится способным изменять конформацию других нормальных нейронных белков и образовывать с ними нерастворимые белковые конгломераты, подобные прионам, что и приводит нейроны к гибели (см. **Прионы**). Существует и другая наследственная форма БАС, при которой наблюдается агрегация мутантного белка TDP-43\*\*\*, кодируемого геном *TARDBP*, характерная и для лобно-височной дегенеративной деменции (FTD). В 2011 г. был обнаружен ещё один

аберрантный ген *C9orf72*, локализованный в хромосоме 9\*\*\*\*, несущий в себе гексамерную последовательность GGGGCC, в норме повторяющуюся максимально 23 раза, тогда как в мутантных формах гена число повторов может достигать сотен и даже тысяч. Синонимы – *боковой амиотрофический склероз* (БАС) и *амиотрофический латеральный склероз* (ALS) (см. **Медленные заболевания**).

\*Заболевание обычно убивает за срок от 2 до 5 лет. Однако бывают и необъяснимые исключения. Этим заболеванием страдал больше 50-ти лет великий мученик БАС, выдающийся английский физик-теоретик Стивен Хокинг (1942–2018). От этого заболевания в возрасте 50-ти лет ушёл из жизни композитор Владимир Мигуля.

\*\*В 1941 г. он умер в возрасте 37 лет. Некоторые исследователи пришли к выводам, что причиной заболевания могут быть многочисленные незначительные черепно-мозговые травмы у игроков (подобно травматической энцефалопатии у боксёров и футболистов).

\*\*\*Белок отвечает за транспортировку мРНК из ядра в цитоплазму, т. е. выполняет регуляторно-транспортные функции.

\*\*\*\*Мутации локализованы в пределах 72-ой открытой рамки считывания хромосомы 9.

**Болезнь Мак-Ардля.** Миофосфоорилазная недостаточность, поражающая скелетные мышцы. Форма гликогеноза V типа, при котором отсутствует мышечная гликогенфосфоорилаза-b\*. У больных резко снижена выносливость к физическим нагрузкам (судороги и боль при нагрузке) и после выполнения физической работы в крови отсутствует лактат (рассматривается как диагностический признак), а в моче обнаруживается миоглобин.

\*Мышечная фосфоорилаза. Активируется специфической фосфоорилаза-b-киназой, превращающей её в гликогенфосфоорилазу-A, высвобождающую глюкозо-6-фосфат при гидролизе мышечного гликогена.

**Болезнь Менкеса\*.** Заболевание, поражающее соединительную ткань, при котором в результате нарушения метаболизма меди снижается уровень активности медьсодержащего фермента – *лизиноксидазы*, обеспечивающей “сшивание” молекул коллагена друг с другом.

\*Клиппель Менкес (Klippel Menkes, 1859–1942) – французский невропатолог.

**Болезнь менеджеров.** Состояние с характерным комплексом невротических симптомов, вызванное долговременным психическим стрессом.

**Болезнь Минамато\*.** Тяжелейшее отравление метиловой ртутью – соединением, которое в 100 тысяч раз токсичнее металлической ртути\*\*. Сопровождается поражением центральной нервной системы и приводит к смерти. Заболевание сопровождается тремором конечностей, головными болями и потерей сна. Ртуть накапливается в различных тканях организма,

но больше всего в ногтях и волосах, причём в светлых волосах почти в два раза меньше, чем в тёмных.

\*По названию японского посёлка, в котором был завод по производству уксусной кислоты на основе реакции М. Г. Кучерова, в которой используется двухвалентная ртуть. Сточные воды завода сбрасывали в залив, в водах которого местные жители добывали себе морепродукты. Элементарная ртуть, попадавшая в донные отложения, обитавшими там микроорганизмами превращалась в метиловую ртуть и передавалась по пищевой цепочке, в результате чего ртуть концентрировалась в рыбе и других морепродуктах. В настоящее время считается, что в результате деятельности человека в воздухе, воде и почве Земли накоплено более 700 тысяч тонн ртути, и каждый год добавляется ещё 8 тысяч тонн.

\*\*Отравление металлической (элементарной) ртутью называется *меркуриализм*. От лат. Mercurius – Меркурий (римское божество) – название *ртути* (Hydrargyrum).

**Болезнь Паркинсона\***. Sporadическое, обычно медленно прогрессирующее, нейродегенеративное заболевание, возникающее чаще в возрасте 40–70 лет, при котором *поражаются (отмирают)* нейроны “чёрной субстанции” (*substantia nigra*) – небольшого клиновидного скопления нервных клеток (не больше 10 тысяч), расположенного над стволом мозга. Клетки “чёрной субстанции” продуцируют *нейромедиатор дофамин*, играющий в этом случае роль *нейромодулятора*\*\* (см. **Нейромодуляторы**). Почти все нарушения, характерные для заболевания, обусловлены недостаточностью дофамина, что приводит к резкому увеличению активности определённых участков головного мозга (в норме дофамин уравнивает активность ацетилхолина). Паркинсонизм относится к *экстрапирамидным* заболеваниям, отличительными симптомами которого являются разнообразные двигательные расстройства, такие как тремор пальцев рук, нижней челюсти, качание головы, дрожание век и языка, а также скованность туловища и прочие нарушения координации движений (в частности, симптом “замирания”). Для болезни Паркинсона характерна также потеря высших форм памяти – паркинсоническая деменция с последующей утратой социальных навыков. Механизмы возникновения и развития заболевания чрезвычайно запутаны и ассоциированы с рядом полиморфных генов. В то же время генетическая обусловленность заболевания подтверждается только для 10 % случаев. Установлено, что при паркинсонизме нарушается структура белка *альфа-синуклеина* (кодируется геном SNCA, локализованном в локусе PARK1 хромосомы 4q21). Мутантный белок участвует в образовании телец Леви, накопление которых приводит клетки к гибели (см. **Синуклеин**, “**Молекулярные пинцеты**”, **Тельца Леви**). Обнаружены также мутации в гене LRRK2, кодирующем белок *дардарин* (см. **Дардарин**) и мутации в гене PINK1, картированном в локусе PARK6 хромосомы 1p35-p36. Для лечения

симптомов заболевания обычно применяют предшественник дофамина – препарат L-ДОПА (Левадопа) (см. **Дофамин**). Используют и иные способы подавления избыточной активности нейронов мозга в области субталамического ядра\*\*\*. Для лечения заболевания иногда применяют *метод глубокой стимуляции мозга* путём вживления электродов в определённые его участки, предложенный аргентинским нейрохирургом Хосе Дельгадо\*\*\*\*. В клинике широко используется также *лизурид* – соединение, сходное по химической структуре с галлюциногеном ЛСД, обладающее, как и он, антисеротониновой активностью (см. **Серотонин**). Синонимы – *дрожательный паралич, синдром Паркинсона, паркинсонизм*.

Интересно отметить, что самые первые проблемы, возникающие ещё в доклинический период проявления заболевания, начинаются с нарушения работы кишечника, т. е. с нарушения работы *энтеральной нервной системы*, и только затем проявляются нарушениями в ЦНС (см. **Интрамуральные нейроны**).

Обнаружено, что мутации в митохондриальном белке человека, аналогичном многофункциональному фактору регуляции биосинтеза белка в пекарских дрожжах – белку Aim23, каким-то образом также связаны с развитием болезни Паркинсона.

\*Эпоним. Заболевание впервые было описано в 1817 г. английским врачом и палеонтологом Джеймсом Паркинсоном (James Parkinson, 1755–1824) в его “Эссе о дрожательном параличе”, хотя симптоматика болезни была известна очень давно. Название “болезнь Паркинсона” предложил французский невропатолог Жан-Мартен Шарко (Jean-Martin Charcot, 1825–1893), известный также по эпониму “душ Шарко” – лечебному методу, применяемому в физиотерапии.

\*\*Название “чёрная субстанция” возникло из-за содержащегося в клетках пигмента меланина. Эти продуцирующие дофамин нейроны дегенерируют с высокой скоростью при Паркинсонизме.

\*\*\*В Нью-Джерси (США) сделаны попытки генно-инженерной терапии заболевания путём введения в область субталамического ядра генных конструкций в вирусном векторе, кодирующих фермент *декарбоксилазу глутаминовой кислоты*, продуцирующую гамма-аминомасляную кислоту, тормозящую активность нейронов головного мозга во многих его областях (см. также **Репрограммирование глии**).

\*\*\*\*Широко известны его опыты по управлению бойцовыми быками с вживлёнными в мозг электродами с помощью дистанционного устройства.

**Болезнь Помпе (Помпа).** Гликогеноз II-типа. Патология с фатальными последствиями, связанная с дефицитом кислой лизосомальной  $\alpha$ -гликозидазы (кислой мальтазы), в результате чего в лизосомах накапливаются гранулы гликогена. Поражаются скелетные мышцы и миокард. При инфантильной форме смерть наступает в возрасте до 2-х лет; при ювенильной форме развивается миопатия; взрослая форма сопровождается мышечной дистрофией.

**Болезнь Реклингаузена.** Возникает при гиперфункции паращитовидных желёз и характеризуется повышенной резорбцией и деминерализацией костной ткани. При этом кальций, поступающий в кровь под действием паратгормона, вымывается из старых, а не из растущих костей. Приём кальция и витамина D<sub>3</sub> препятствует увеличению продукции паратгормона.

**Болезнь Тея-Сакса\*.** Рецессивная прогрессирующая нейродегенеративная патология, приводящая детей к ранней смерти в возрасте 3–4 лет. Клинически заболевание выражается красными пятнами на сетчатке глаза и слепотой, утратой моторных функций (параличом), замедлением развития и трудностями с обучением, благодаря выраженному слабоумию. Встречается с повышенной частотой среди восточно-европейских евреев-ашкенази. Вызывается потерей функции гена HEXA, кодирующего *гексозаминидазу А*, что приводит к аномальному накоплению в лизосомах нейронов мозга и в селезёнке гликолипидов-ганглиозидов GM2 (сфинголипидов). Относится к *лизомным болезням накопления*. В то же время гетерозиготность по мутации гена HEXA приводит к повышенной устойчивости носителя к туберкулёзу, благодаря чему у ашкенази, живших скученно в гетто, и сохранился дефектный ген. При **болезни Сандхофа** дефект затрагивает как гексозаминидазу А, так и гексозаминидазу В.

\*Впервые описана в 1881 г. английским офтальмологом и хирургом Уорреном Теем (Warren Tay, 1843–1927), а затем в 1887 г. американским невропатологом Бернардом Саксом (!858–1944).

**Болезнь Шарко-Мари-Тута (Disorder Charcot-Marie-Tooth)\*.** Наследственная семейная моторно-сенсорная нейропатия, поражающая нервы, передающие ощущения и контролирующие мышцы конечностей. Болезнь обусловлена геномным дефектом, приводящим к аномальному кроссинговеру (перекрёсту гомологичных хромосом в процессе гаметогенеза)\*\*.

\*Геном человека, страдающего этим заболеванием отсекуенирован в 2010 г.

\*\*Неправильное спаривание хромосом между областями, не предназначенными для обмена.

**Болезнь Феллинга.** Заболевание детей, характеризующееся пониженными умственными способностями, вызванное токсическими продуктами обмена фенилаланина на нервную систему развивающегося плода у беременных женщин, фенотипически излеченных от фенилкетонурии (см. **Материнский эффект**).

**Болезнь Хартнупа.** Заболевание, вызванное нарушением всасывания в кишечнике нейтральных аминокислот (обусловлено генетическим дефектом переносчика аминокислот).

**Болетусовые грибы.** От греч. boletus – *белый гриб*. См. **Гименомицеты**.

**Бомбезин\***. Пептидный гормон желудочно-кишечного тракта. Выделяется из нервных окончаний блуждающего нерва в слизистой оболочке желудка и стимулирует секрецию *гастрина* и *холецистокинина*. (Сходный с ним пептид, называемый *гастрин-релизинг пептидом*, выделен из эндокринных клеток кишечника, нейронов кишечника, а также из мозга). Стимулирует желудочную и панкреатическую секрецию, а также моторику кишечника и желчного пузыря. Показано, что бомбезин может также стимулировать рост мелкоклеточной карциномы лёгких по аутокринному механизму.

\*Впервые был найден в коже лягушки-жерлянки (*Bombina bombina*), откуда и получил своё название.

**“Бомбейская” группа крови.** Пример рецессивного *эпистаза*, при котором антигены А и В системы АВО в случае рецессивного гомозиготного генотипа *hh*\* не могут присоединяться к поверхности эритроцита. Поэтому у таких людей всегда выявляется нулевая группа крови (О), хотя генотип у них может быть любой (А, В, АВ или О) (см. *Эпистаз*).

\*Доминантный аллель *H* отвечает за синтез фермента, присоединяющего молекулу сахара к особому гликопротеину на поверхности эритроцита, и только затем к этому сахару присоединяются антигены А и В. Рецессивный аллель *h* отвечает за выработку неактивной формы фермента.

**Бомбикол.** От лат. *bombux* – *шелкопряд\** и *ol* – *спирт*. Пахучее вещество (половой аттрактант) самок тутового шелкопряда. С химической точки зрения представляет собой первичный ненасыщенный алифатический спирт (гексадекадиен-10,12-ол-1) (см. *Эпагоны*).

\*Тутовый шелкопряд *Bombux mori*.

**Бонитет.** От лат. *bonitas* – *добротность, высокое качество* (лат. *bonum* – *добро, благо*). Показатель продуктивности леса, зависящий от климатических условий и качества (продуктивности) почвы.

**Бонитировка.** От нем. *bonitieren* (англ. *bonitation*) – *качественная оценка* < лат. *bonitas* – *доброкачественность*. 1. Оценка животных по племенным и продуктивным качествам, а также типу телосложения (конституции). 2. Оценка почв по их важнейшим агрономическим свойствам (см. **Пробонитировка**).

**Борнеол\***. Кислородное производное бициклических терпенов – вторичный твёрдый спирт – компонент камфорного, лавандового и пихтового эфирных масел. Из борнеола путём дегидрирования синтезируется камфора. Борнеол, как структурный аналог камфоры, является её конкурентным антагонистом.

\*От названия острова Борнео (другое название Калимантан) в Малайском архипелаге (Индонезия), на котором произрастает камфорное дерево.

**Боррелиоз\***. От названия бактерий рода *Borrelia* (из спирохет)\*\* и греч. *-osis* – *состояние*. Инфекционное заболевание человека – клещевой

боррелиоз, переносимое иксодовыми клещами. Встречается на Дальнем Востоке, Сибири, в Европе и в Северной Америке. При укусе клеща спирохета проникает в кожу и вызывает сыпь мигрирующего характера (мигрирующую эритему). Затем бактерии с током крови попадают в сердце, ЦНС и суставы, поражая их. Синоним – *болезнь Лайма* (по названию города Lima на востоке США).

\*Обнаружено, что боррелиозом уже страдал так называемый “Ледяной человек”, или Отци, живший 5300 лет назад в Альпах, мумию которого обнаружили в начале 90-х годов XX-века, что свидетельствует о значительной “древности” этого заболевания в Европе.

\*\**Borrelia burgdorferi*, основным резервуаром которой, например, в США служит белоногий хомячок, а переносчиками личинки-нимфы иксодовых клещей (в частности, оленьего клеща).

**Ботакс.** Название препарата, содержащего *ботулинический экзотоксин* типа А (или *ботулотоксин А*) – сильнейший из ядов, известных человечеству\*. Относится к группе *нейротоксинов* (вызывает паралич мышц). Для парализации одной нервной клетки достаточно одной молекулы токсина. В косметологии его используют в микродозах для “снятия” межбровных морщин, а также в клинике для расслабления мускульных спазмов, возникающих при спастических заболеваниях мышц, таких как “судорога писцов”, блефароспазм и кривошея (см. **Ботулинический нейротоксин (БНТ)**, **Ботулизм**, а также **Фибрилляция**).

\*Вырабатывается бактерией, вызывающей ботулизм. 1г яда при добавлении в пищу может убить 14,5 тыс., а в виде инъекций – 8,3 млн. человек.

**Ботридий.** От греч. botrys – *гроздь* и eidos – *сходство, вид*. Гроздевидный тип соцветия.

**Ботрии.** От греч. botrys – *гроздь*. Щелевидные присоски на головке (сколексе) ленточных плоских червей солитёров (цестод).

**Ботрические соцветия.** От греч. botrys – *гроздь*. Соцветия, у которых выражена главная ось и которые обычно имеют неограниченный верхушечный рост. Поскольку боковые ответвления дают цветки, их распускание часто (но не всегда) идёт *акропетально* (от основания соцветия к верхушке), т. е. цветение начинается с нижних цветков, а затем постепенно распускаются и верхние (как, например, у кипрея (иван-чая), а также у мальвы). Синонимы – *моноподиальные соцветия* или *бокоцветные соцветия, открытые соцветия*.

**Ботулизм.** От лат. botulus – *кишка, колбаса*. Тяжелейшее пищевое отравление, вызываемое бактериями *Clostridium botulinum\**, вырабатывающими восемь! ядов (иммунологических серотипов), препятствующих передаче нервных импульсов в холинэргических синапсах (блокируют выброс ацетилхолина) и вызывающих гибель организма через нисходящую слабость и параличи, включающие диплопию (двоение в глазах), дисфагию (паралич глотательных мышц)

и слабость дыхательных мышц и диафрагмы. Встречается также раневой ботулизм, когда бактерии контаминируют раны и там продуцируют токсины (см. **Ботулинический нейротоксин**).

\*Относится к немногим бактериям, которые синтезируют яды в отсутствие контакта с эукариотическими клетками.

**Ботулинический нейротоксин (БНТ).** Общее название высокомолекулярных нейротоксичных двусубъединичных белков, вырабатываемых бактериями *Clostridium botulinum*, и обладающих нейропаралитическим действием на позвоночных животных. Нейротоксины относятся к протеазам, специфической мишенью которых служит комплекс внутриклеточных сигнальных белков SNARE и SNAP25, обеспечивающий *слияние* везикул, несущих нейромедиаторы, с синаптической мембраной нервных терминалей (см. **Белки слияния**). В частности, БНТ ингибирует выход ацетилхолина преимущественно в периферических нервах (холинэргических синапсах), что приводит к вялому параличу (напротив, столбнячный нейротоксин ингибирует выход нейромедиаторов глицина и ГАМК в ЦНС) (см. **Тетаноспазмин**). Известно 8 серотипов токсина (чаще встречаются А, В и Е), закодированных в разных местах – в плазмиде, в умеренном (лизогенном) бактериофаге или в нуклеоидной ДНК бактерии. Летальная доза для человека ~1 мкг!

**Брадикардия.** От греч. bradys – *медленный* и kardia – *сердце*. Частота сердечных сокращений меньше 60 в минуту. Синоним – *брахикардия*.

У Наполеона Бонапарта пульс был 40 ударов в минуту (брадисфигмия при брадикардии) вследствие токсического миокардита.

**Брадикинин\***. От греч. bradys – *медленный* и kineo (kinema) – *движение*. Нонапептид\*\* (Арг-Про-Про-Гли-Фен-Сер-Про-Фен-Арг), образующийся из декапептида *каллидина II* (от последнего отщепляется остаток лизина), который, в свою очередь, синтезируется из  $\alpha$ 2-глобулина плазмы крови под действием ферментов *калликреинов*. Калликреины содержатся в нескольких органах, а их предшественник – в плазме. Брадикинин – это один из кининов плазмы, вазодиллятор (локальный регулятор кровотока), физиологический медиатор анафилактических реакций организма и боли, при воспалительных процессах. Высвобождается тучными клетками, активированными цитофильными антителами, взаимодействующими, в свою очередь, со специфическими аллергенами (антигенами). Физиологическим инактиватором брадикинина является ангиотензинпревращающий фермент (АПФ), лекарственное подавление которого приводит к повышению активности как циркулирующей, так и тканевой калликреинкининовой и простагландиновой систем (см. **Ангиотензинпревращающий фермент (АПФ), Каллидин, Калликреин**). Синоним – *каллидин I*.

\*Иногда называют гормоном.

\*\*Многие природные олигопептиды обладают специфическими функциями, например, вещества, действующие на гладкие мышцы

(каллидины, ангиотензин, вещество Р), вещества, влияющие на проводимость нервов. К олиопептидам относят даже ряд антибиотиков.

**Брадипноз.** От греч. bradys – *медленный* и pnoos (pneuma) – *дыхание, дуновение*. Патологическое (аномальное) замедление дыхания.

**Брадителя\***. От греч. bradys – *медленный* и têlos – *результат, завершение, осуществление*. Медленно протекающий эволюционный процесс, характерный для некоторых групп организмов (см. **Хоротелия**, **Тахителя**).

\*Термин ввёл Дж. Симпсон (G. F. Simpson, 1944).

**Брактеи.** От лат. bractea – *тонкий металлический листик*. Зачаточные прицветники. Мелкие чешуевидные листья-прицветники (например, у сирени).

**Брактеозные соцветия.** От лат. bractea – *тонкий металлический листик* и греч. -osis – *состояние*. Соцветия с мелкими чешуевидными прицветниками (*брактеями*).

**Бранчинг фермент.** От англ. branch – *ветвь, ответвление*. Буквально, “*ветвящий*” фермент – (амило-[1→4]→[1→6]-трансглюкозидаза), который переносит фрагмент (1→4)-цепи с минимальной длиной в 6 остатков глюкозы на соседнюю цепь, присоединяя этот фрагмент (1→6)-связью, в результате чего образуется точка ветвления в молекуле гликогена в процессе его биосинтеза.

**Брахиация.** От греч. brachion – *рука*. Передвижение на руках, свойственное паукообразным обезьянам.

**Брахидактилия.** От греч. brachys – *короткий* и daktylos – *палец*. Короткопалость. Генетический дефект развития, выражающийся в укорочении или отсутствии средних или концевых фаланг пальцев. Контролируется аутосомно-доминантным геном с полной пенетрантностью. Как и *синдактилия*, дефект обусловлен мутациями в генах, кодирующих факторы роста фибробластов или их рецепторы (см. **Синдактилия**).

**Брахиолярия.** От лат. brachiolum – *ручка* < brachium – *рука*. Личинка морских звёзд. Имеет специальные органы прикрепления – своеобразные “ручки”, с помощью которых удерживается на субстрате в процессе превращения в молодую звезду (см. **Бипиннария**).

**Брахиоподы.** От греч. brachion – *рука* и podos – *нога*. Класс морских беспозвоночных.

**Брахицефалия.** От греч. brachys – *короткий* и kerkhalon – *голова*. Аномальное укорочение черепа.

**Бриология.** От греч. bryon – *мох* и logos – *наука*. Раздел ботаники, изучающий мхи.

**Бриофиты (Bryophyta).** От греч. bryon – *мох* и phyton – *растение*. Мхи. Занимают промежуточное положение между *таллофитами* и *кормофитами*. Вегетативное тело мхов представляет собой либо таллом (у печёночников), либо разделено на стебель и листочки (у листовенных мхов), но всегда вместо корня снабжено ризоидами.

**“Бродяжка”**. Название нимфы первого возраста у белокрылок, единственно способной к передвижению формы нимф. У нимф последующего возраста наблюдается значительная редукция органов, связанных с активным образом жизни, и они неподвижны (см. **Нимфа, Пупарий**).

**Брока’ центр (зона Брока)**. Речедвигательный анализатор, участвующий в “производстве” речи. Представляет собой заднюю часть нижней фронтальной извилины, расположенной в левом полушарии мозга (левая нижняя лобная извилина, ЛНЛИ)\*, ответственная за механизмы артикуляции речи. Эта зона непосредственно примыкает к области гомункулуса, контролирующей двигательную активность языка и губ, а при участии небольшого аркообразного пучка белого вещества соединяется с зоной Вернике (см. **Гомункулус, Вернике центр**). В 1861 г. французский хирург, анатом и антрополог Брока\*\* обнаружил у пациентов с повреждениями головного мозга, что левостороннее поражение нижних отделов третьей лобной извилины приводит к *моторной афазии*\*\*\*. Повреждение зоны может также приводить к частичной афазии, при которой возникает так называемая “телеграфная речь”, или даже к полной потере речи. С тех пор область мозга, поражение которой приводит к такой афазии, называется *центром речи Брока* (см. **Афазия**). И хотя Брока центр считается зоной воспроизведения (“производства”) речи, на самом деле в генерации речи могут быть задействованы и другие центры, например, островковая доля большого мозга. (Согласно обширному метаанализу\*\*\*\* экспериментов по сканированию мозга в обоих полушариях, у большинства людей существует “распределённая сеть” речевой функции. Только в левом полушарии обнаружено более 700 областей повышенной активности.) Синонимы – *моторный речевой центр* (motor speech center), *экспрессивная область коры*.

\*ЛНЛИ является более уместным названием для зоны Брока.

\*\*Пьер-Поль Брока (Paul Broca, 1824–1880) французский анатом и антрополог; изучал пациентов с афазией, понимающих речь.

\*\*\*Иногда при поражении зоны Брока человек становится полиглотом, как, например, Вилли Мельников, который, как пишут, владеет больше сотни языков, в том числе мёртвых. Отсюда можно прийти к выводу, что центр Брока играет также роль сдерживающего начала в развитии лингвистических способностей человека.

\*\*\*\*Исследование, проведённое по результатам исследований других авторов.

**Бромелин (бромелайн, бромелаин)**. От названия тропических растений семейства *бромелиевых*, к которым относится ананас. Протеиназа (пептидаза, пептидная гидролаза) папаинового типа с оптимумом действия рН 6.0–7.0, активирующаяся цианидами и сульфгидрильными соединениями (восстановителями). Содержится в ананасах. Используют для приготовления белковых гидролизатов и перорального лечения посттравматических отёков, а также в вирусологии для удаления

заякоривающих пептидов, удерживающих вирусные белки в липидной оболочке.

**Бронхиолы.** От греч. bronchos – *горло, трахея*. Мелкие, или наименьшие, безхрящевые разветвления бронхов. Состоят из гладкомышечных клеток и большого количества эластических волокон. Подразделяются на *респираторные* и *терминальные* бронхиолы. Респираторные бронхиолы соединяют терминальные бронхиолы с альвеолярными ходами. Терминальные бронхиолы ветвятся, образуя лёгочные *ацинусы* – морфофункциональные единицы легких у млекопитающих. При этом образуются последовательно расположенные респираторные бронхиолы первого, второго и третьего порядков. Последние заканчиваются альвеолярными ходами, от которых отходят боковые мешочкоподобные выросты с очень тонкими стенками, оплетёнными капиллярами, – *альвеолы* (см. **Альвеолы**). Бронхиолы выстланы однослойным цилиндрическим ресничным эпителием, без бокаловидных клеток.

**Бронхит.** От греч. bronchos\* – *горло, трахея* (bronchia – *бронхи*) и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление слизистой оболочки бронхов, характеризующееся кашлем, гиперсекрецией слизи, откашливанием мокроты и повышенной восприимчивостью к бронхолёгочной инфекции. Различают *хронический, фибринозный* и *облитерирующий* бронхит.

\*Совпадающее по звучанию греч. слово bronchos – *хрипота*.

**Бронходилатация (бронходилятация)\*.** От греч. bronchos – *горло, трахея* и лат. dilatatum (dis+latus) – *расширять*. Расширение просвета воздухоносных путей, происходящее вследствие расслабления гладкомышечных клеток бронхов и бронхиол. Контролируется полиморфным геном\*\*, расположенным на длинном плече хромосомы 5, который кодирует бета-2-адренергический рецептор ( $ADRB_2$ ), ответственный одновременно за *бронхоспазм* и *бронхостеноз* – проявления, характерные для астмы (см. **Астма**).

\*В латинском языке гласные звуки после буквы L (l) смягчаются.

\*\*У больных с ночной формой астмы обнаружена мутация, при которой в гене  $adrb_2$  в положении 46 вместо гуанина (G) находится аденин (A). Поэтому иногда этот ген называют “геном астмы”. Лекарства, купирующие приступы астмы, направлены на кодируемый геном рецепторный белок.

**Бронхоспазм, бронхиолоспазм.** От греч. bronchos – *горло, трахея* и spasma – *длительное сокращение мышцы*. Сужение просвета бронхов и бронхиол, вследствие сокращения гладкой мускулатуры их стенок. Может приводить к *бронхостенозу*.

**Бронхиостегиты.** От греч. bronchos – *горло, трахея*, stegē – *крыша*. Внутренние дыхательные органы у крабов. Бронхиостегит образует обширную дыхательную полость, внутренняя стенка которой у пальмового

краба, лазающего по деревьям, обильно снабжена кровеносными сосудами и функционально играет роль лёгких.

**Бронхостеноз.** От греч. bronchos – *горло, трахея* и stenosis – *узкий, тесный*. Стойкое сужение просвета бронхов и бронхиол.

**Бруксизм.** От греч. bruchos – *размалывание зубов*. Скрежетание зубами во сне. Синоним – *одонтеризм*.

**“Брызгалки”.** Образное, неформальное название небольших ядер ствола головного мозга и основания переднего мозга, которые широко распространяют свои аксоны по всему переднему мозгу и “распыляют” из их терминалей нейромедиаторы, играющие роль нейромодуляторов (см. **Нейромодуляторы**).

**Бубон.** От греч. bubon – *пах* (паховый). Увеличение в результате воспаления поверхностных паховых лимфатических узлов, наблюдаемое при сифилисе и мягком шанкре. Некротические бубоны образуются также при бубонной чуме (см. **Чума**).

**Буккальный.** От лат. buccal – *щёчный* (бисса – *щека*).  
1. Относящийся к щеке (например, буккальный эпителий). 2. В зоологии, термин, обозначающий передний отдел тела у кольчатых червей. У многощетинковых кольчатых червей передняя кишка начинается *буккальным* отделом, мускулистые стенки которого имеют выраженные складки. За счёт складок изменяется длина переднего отдела кишечника (при поглощении пищи этот отдел вместе с глоткой выдаётся вперёд). 3. У брюхоногих и головоногих моллюсков в вегетативной нервной системе имеются *буккальные ганглии*.

**Булимия.** От греч. bu\* (bul) – *бык*, haima – *кровь* и -ia – *условия*. Неостановимое обжорство, неконтролируемый чудовищный аппетит (при булимии человек готов буквально съесть быка). Расстройство пищевого поведения, характеризующееся “диким” голодом, которое может также сопровождать некоторые другие заболевания, например, булимия характерна для редкого синдрома периодического нарушения сна, носящего название синдром Клейна-Левина\*\* (периодическая гиперсомния, или синдром “Спящей красавицы”), а также синдрома Прадера-Вилли (см. **Синдром Прадера-Вилли**). Синоним – *гиперфагия*.

\*Вспомните кличку любимого коня А. Македонского – Буцефал (“Бычья голова”).

\*\*Описан впервые в 1925 г. немецким психиатром Вили Клейном, а затем в 1936 г. американским невропатологом Максом Левиным.

**Буллёзный эпидермолиз (EBS).** От лат. bullosa – *пузырчатый* < bulla – *водяной пузырь, волдырь\**, эпидермис и греч. lysis – *растворение, распад*. Группа тяжёлых наследственных (врождённых) хронических не воспалительных заболеваний, характеризующихся состоянием, при котором эпидермис плохо связан с дермой, легко повреждается и формирует многочисленные водянистые пузыри и участки эрозии кожи. Эпителии слизистых оболочек также плохо связаны со своим базальным слоем. В результате существует постоянная угроза нарушения целостности

покровов и инфицирования организма. Эти заболевания обусловлены генетическими дефектами соединительной ткани, приводящими к лёгкой повреждаемости кожи (“хрупкая кожа”). Установлено, что дефекты вызваны мутациями в генах кератинов K5 или K14\*, которые характерны для клеток базального эпидермиса, в результате *базальные клетки легко разрушаются*. Тяжесть заболевания зависит от локализации дефектов в молекулах кератинов; наиболее сильные поражения связаны с мутациями, локализованными на границе глобулярных и стержневых (спиральных) областей в молекулах кератинов K5 и K14. Детей, страдающих буллёзным эпидермолизом, образно называют “дети бабочки”, поскольку у бабочек (чешуекрылых) чешуйки легко слущиваются при физическом воздействии (см. **Промежуточные филаменты (ПФ), Кератины, Плектин, Пемфигус**). Синонимы – *пузырчатка врождённая, пузырьчатка травматическая, болезнь Гольдшейдера*.

\*Буллы, например, геморрагические буллы – наполненные кровью волдыри.

\*\*Мутации могут быть и в генах, кодирующих другие кератины. Обнаружено не меньше 25 клинических синдромов, связанных с мутациями в генах 19-ти кератинов.

**Булбусы.** От лат. *bulbus* – *луковица, клубень*. Расширения кишки у паразитических нематод (аскарид).

**Буньявирусы (буниавирусы).** От англ. *bunion* < старофранц. *buigne* – *припухлость синовиальной сумки плюснефалангового сустава* и *virus*. Семейство (*Bunyaviridae*) РНК-содержащих сферических вирусов, диаметром от 90 до 120 нм. Вирионы имеют внешнюю липидсодержащую оболочку, окружающую три кольцевых нуклеокапсида диаметром около 2,5 нм. Геном представлен тремя молекулами кольцевой\* негативной одноцепочечной РНК с суммарной молекулярной массой  $1,5-7 \times 10^6$  и кодирует четыре главных полипептида, включая транскриптазу. Один из поверхностных гликопротеидов обеспечивает вирусам гемагглютинирующую активность. Реплицируются в цитоплазме клеток позвоночных и насекомых. Освобождаются путём почкования от мембран аппарата Гольджи. Вызывают болезни человека и животных. Передаются комарами и членистоногими (например, вирусы лихорадки долины Рифт, вирус крымской геморрагической лихорадки (вирус Конго), вирус неапольской москитной лихорадки, вирус сицилийской москитной лихорадки, вирус долины Каш\*\*). К семейству буниавирусов относятся и *хантавирусы* (см. **Хантавирусы**).

\*Кольцо замкнуто нековалентно и удерживается водородными связями.

\*\*Выделен в штате Юта в 1956 г.; может вызывать у человека энцефалит.

**Бурсит.** От лат. *bursa* – *сумка* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление суставной сумки.

**Буфогенины.** От лат. *Bufo-bufo* – *жаба обыкновенная*, или *серая*, греч. *γεναν* – *порождать*. Группа токсических, физиологически активных, защитных веществ, содержащихся в секретах, вырабатываемых мелкими кожными железами (а также крупными околоушными железами *паротидами*) у многих видов амфибий (например, у южноамериканской ядовитой тростниковой жабы ага). Буфогенины, такие как *буфотоксин*, *буфонин*, *буфоталин* и *буфагин* относятся к стероидам, у которых 17-й углеродный атом стероидного ядра связан с непредельным  $\Delta$ -лактоновым кольцом. Интересно то, что они обладают свойствами сердечных гликозидов. Другие (*буфотенин*, *буфотенидин* и *буфотионин*) представляют собой производные аминокислоты триптофана и обладают никотиноподобным ганглиоблокирующим действием, резко повышая кровяное давление (следует отметить, что никотиновая кислота может образоваться в результате превращений триптофана) (см. **Кинуренин**). Буфогенины жабы ага (*Bufo marinus*) обладают психоделическими свойствами и способны вызывать опьянение у животных, например, у собак (австралийские собаки Доби лижут жаб и “кейфуют”).

**БЦЖ.** BCG – *Bacillus Calmette-Guerin* (бацилла Кальметта-Герена). Название вакцины от туберкулёза, созданной ещё в начале 1900-х годов французскими учёными Кальметтом и Гереном и рекомендованной в 1928 г. Лигой Наций к повсеместному использованию. Представляет собой суспензию ослабленного (аттенуированного) путём ряда пересевов бычьего штамма *Mycobacterium (tuberculosis) bovis*, вводимого внутрикожно. В настоящее время её активность широко варьирует, из-за появления генетических различий (ряда делеций и дупликаций), вызванных отличающимися условиями хранения и культивирования изолятов в разных странах. Как неспецифический иммуностимулятор, вакцину также используют для лечения лейкоза у детей.

**Бэнды.** От англ. *band* – *то, что служит связью, скрепой*, а также *пояс, обруч*. Поперечная исчерченность по длине хромосомы, характерная для каждой хромосомы и возникающая в результате способности хромосом к дифференциальной окраске с помощью флуоресцирующих и не флуоресцирующих красителей (например, смесью по Гимза) (см. **Акрихин-иприт**, **Квинакрин**).

**“Бычье сердце”.** Сердце увеличенного размера в результате гипертрофии миокарда. Представляет собой тяжёлую патологию, приводящую к сердечной недостаточности, поскольку коронарные сосуды не успевают расти за увеличивающейся массой миокарда. Синонимы – *коровиум*, *пивное сердце*, *баварское сердце*.

*Природа избегает сложных решений простых проблем.*

## В

*Мир – это книга, написанная непонятным нам языком. Задача науки – разгадать этот язык и прочитать написанные на нём тексты.*

**Вагальный.** От лат. *vagus* – бродячий, скитающийся. Относящийся к вагусу (блуждающему нерву). Синоним – *вагусный*.

**Вагина.** От лат. *vagina* – ножны (англ. a scabbard), в перен. значении *влагалище*. 1. Любая структура, имеющая форму фиброзной трубки. 2. Входной отдел женских половых органов, расположенный между вульвой и маткой, вместилище пениса при половом акте. Обладает сложно устроенной слизистой оболочкой с гофрированной (складчатой) стенкой, носящей название *colutna rugarum*.

**Вадемекум.** От лат. *vade mecum* – *иди со мной*. Карманный справочник, путеводитель, например, фармацевтический справочник для врача.

**Вазоактивный интестинальный полипептид (VIP).** От лат. *vas* – *сосуд* и *intestinal* – *кишечный* (*intestinum* – *кишечник*). Нейропептид, действующий на сосуды, и синтезируемый определёнными нервными клетками, клетками мозгового слоя надпочечников, а также трансформированными  $\beta$ -клетками (инсулиноцитами) опухолей поджелудочной железы.

**Вазодилататор (вазодилататор).** От лат. *vas* – *сосуд* и греч. *dilatator* – “*расслабитель*”. 1. Сосудорасширяющий фактор (средство). 2. Нерв, расширяющий сосуды (парасимпатические волокна).

**Вазоконстриктор.** От лат. *vas* – *сосуд* и греч. *konstrictor* – “*сжиматель*”. 1. Сосудосуживающее средство. 2. Нерв, вызывающий сужение сосудов (вазотоник).

**Вазомоторы.** От лат. *vas* – *сосуд* и *motor* – *двигатель*. Обобщённое название сосудодвигательных факторов – *вазодилататоров* и *вазоконстрикторов*.

**Вазопрессин.** От лат. *vas* – *сосуд* и *pressi* (*pressum*) – *давить, придавливать*. Пептидный гормон, депонирующийся в задней доле гипофиза (вырабатывается нейросекреторными клетками супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса) и обладающий осморегуляторной функцией (антидиуретик). Поэтому в отечественной литературе чаще используется название *антидиуретический гормон* (АДГ или *антидиуретин*)\*. Вызывает повышение проницаемости для воды эпителия собирательных трубочек и выводных протоков почек (обратное всасывание воды)\*\*, в результате чего происходит превращение первичной мочи в концентрированную вторичную мочу. При высоких концентрациях *вазопрессин* уменьшает сосудорасслабляющее действие оксида азота, блокируя АТФ-зависимые

калиевые каналы, что, в свою очередь, приводит к открытию кальциевых каналов и сокращению гладкомышечных клеток стенок артериол периферических сосудов. У животных, начиная с рыб, играет важную роль в половом поведении, снижая у самок страх перед самцами в период овуляции. Исследования на грызунах показали, что вазопрессин, наряду с *окситоцином*, способствует повышению привязанности между особями (отвечает за сохранение верности партнёру)\*\*\* (см. **Окситоцин**). Употребление алкоголя снижает секрецию вазопрессина, что деморализует поведение человека, а с физиологической стороны приводит также к увеличению диуреза. Синонимы – *адиуретин*, *антидиуретический гормон*, *вазотоцин* (хотя в молекуле вазотоцина в третьем положении пептида вместо фенилаланина стоит изолейцин).

\*В англоязычной литературе распространено название *аргинин-вазопрессин* (arginine-vasopressin, (AVP)), поскольку, в отличие от окситоцина, *вазопрессин* содержит остаток аргинина.

\*\*В эпителиальных клетках почечных канальцев вазопрессин стимулирует активность аквапоринов, обеспечивая реабсорбцию воды (см. **Аквапорины**).

\*\*\*Введение полигамным самцам вазопрессина изменяет их половое поведение в сторону увеличения уровня верности.

**Вазотония.** От лат. *vas* – *сосуд*, греч. *tonos* – *напряжение* и *-ia* – *условия*. Тонус кровеносных сосудов, который особенно важен для артериол.

**Вазотоцин.** От лат. *vas* – *сосуд* и *окситоцин*. Синоним гормона *вазопрессина* (см. **Вазопрессин**).

**Вайи.** От греч. *βαιον* – *пальмовая ветвь*. Название листьев папоротника.

**Вайману.** Ископаемая птица, обнаруженная на островах Новой Зеландии, – предполагаемое переходное звено от летающих крылатых птиц к пингвинам.

**Вакуоли (англ. vacuoles).** От лат. *vacuo* – *опорожнить, делать пустым*, *vacuus* (*vacuum*) – *пустой*. 1. Органеллы растительных клеток, отделённые от цитоплазмы *тонопластом*, и содержащие клеточный сок (англ. *sap vacuole* – *вакуоли с клеточным соком*), в состав которого входят неорганические соли, органические кислоты, сахара, растворимые танины, антоцианы, флавоны и другие полифенолы (см. **Тонопласт**). У растений в вакуоль экскретируются все метаболиты, которые животные клетки выделяют во внеклеточную среду. Перечень их обширен: от алкалоидов (кофеин, никотин) и полифенолов, до стероидов и тритерпеноидов (в составе сапонинов). Нерастворимые в воде компоненты превращаются в растворимые глюкозиды. 2. Различают также *пищеварительные* и *сократительные* вакуоли (*contractile vacuole*) простейших.

**Вакуоляция.** От англ. *vacuolation* – *процесс образования вакуолей*. Синоним – вакуолизация.

**Вакуом** (англ. *vacuome*). От лат. *vacuus* (*vacuum*) – *пустой* и суффикса *ом* (*om*), означающего *совокупность*. Система вакуолей в клетке (совокупность клеточных вакуолей).

**Вакцина**. От фр. *vaccine* – *коровий* (применительно к оспе) < лат. *vaccinus* < *vacca* – *корова*. Медицинский препарат, содержащий определённую форму убитого или ослабленного тем или иным способом патогенна\*, или его отдельные компоненты (так называемые субъединично-адьювантные вакцины), не представляющие опасности, которые вводят в организм человека для выработки иммунитета (см. **Адьюванты**). К сожалению, некоторые патогены постоянно изменяют свои антигены (как, например, вирусы гриппа постоянно мутируют, изменяя гемагглютинин). Такой процесс называется *антигенным дрейфом*.

\*Считается, что ослабленные живые вакцины при определённых условиях могут быть источниками так называемых *вакцинных дериватов*, которые могут стать опасными по мере сокращения циркуляции диких штаммов (см. **Дериват**, **Полиомиелит**).

**Вакцинация**. От лат. *vaccinus* < *vacca* – *корова*. Буквально, заблаговременное обучение иммунной системы точному реагированию на определённый патоген. Другими словами, вакцинация – это прививка, если речь идёт об *активной иммунизации*, когда намеренно вызывают первичную реакцию иммунной системы путём введения в организм соответствующих антигенов (или ослабленных патогенов), чтобы вызвать *протективный ответ* (*протективный иммунитет*) в организме. В отличие от *пассивной иммунизации*, при которой в организм больного человека вводят уже готовую антисыворотку против определённого антигена. В основе вакцинации лежит способность иммунной системы “запоминать” антигены и реагировать на них при повторной встрече, что и обуславливает длительный иммунитет. Недавно открыт так называемый *SAP-ген*, поддерживающий долговременный (сохранный) иммунитет. Отсутствие *SAP-гена* сопровождается иммунной недостаточностью, поскольку в организме не образуются в нужном количестве плазматические клетки и активированные В-лимфоциты.

Понятие появилось в 1796 г., когда знаменитый английский врач Эдвард Дженнер (1749-1823) сделал первую предохранительную прививку от оспы\*, используя материал оспинных папул, полученный от коровы, больной коровьей оспой. Позднее начал делать последовательные прививки и натуральной оспы\*\*. Открытие оказалось возможным благодаря тонкой наблюдательности Дженнера. Он заметил, что во время эпидемии натуральной оспы доильщицы коров, переболевшие ранее коровьей оспой, не заболели. Обнаружено, что так называемая, *тату-вакцинация* у экспериментальных грызунов намного эффективнее стимулирует выработку антител к вирусу, по сравнению с простой инъекцией вакцины.

\*Справедливости ради стоит заметить, что техника оспопрививания была известна ещё древним китайцам и арабам, которые заметили, что человек, переболевший оспой, редко заболевает ею вновь. Из этих наблюдений были сделаны выводы и предприняты попытки выработки устойчивости, путём заражения здоровых людей выделениями из пустул (гнойников) жертв оспы (см. **Вариоляция**). Понимание же механизма иммунизации организма против оспы принадлежит Луи Пастеру, который распространил метод на другие инфекционные болезни, положив тем самым начало развития иммунологии. Здесь хочется напомнить старую истину в ранге максимы: “*Всё, что не убивает тебя, делает сильнее*”.

\*\*Оспа только в XX веке убила от 200 до 500 млн. человек.

**Вакциния.** От лат. *vaccinus* < *vacca* – *корова*. Коровья оспа, поражающая преимущественно кожу и вымя. Возбудитель – вирус коровьей оспы. У человека поражения сходны с натуральной оспой человека, но заболевание протекает в более лёгкой форме.

**Валеология.** От лат. *valeo* – *быть сильным, крепким, быть здоровым* и *logos* – *учение*. Наука о сохранении и восстановлении здоровья. Раздел профилактической медицины.

**Валидный.** От лат. *validus* – *сильный, здоровый, крепкий*. Достоверный (о результате).

**Валиномицин.** Пептидный ионофорный антибиотик (циклический пептид), связывающий ионы калия ( $K^+$ ), внешняя сторона молекулы которого покрыта боковыми гидрофобными аминокислотами, вследствие чего он легко диффундирует через мембраны по градиенту ионов калия (действует подобно челноку). Это приводит к потере клетками трансмембранного градиента, что и убивает бактерии (см. **Антибиотики-ионофоры, Ионофоры**).

**Вальбахия (Вольбахия, Wolbachia\*).** Симбиотическая риккесиеподобная бактерия, паразитирующая на членистоногих и беспозвоночных. Очень важна для репродукции некоторых видов насекомых. Способна заражать до 20 % видов всех насекомых\*\* и может влиять на соотношение полов, поражать кладку яиц своего хозяина, а также передаваться по наследству. Так у мокриц она превращает самцов в самок, а у божьих коровок (разных видов *Coccinellidae*) убивает половину зародышей самцов. У человека может играть определённую роль в патогенезе филяриозов и онхоцеркозов, так как поражает тканевые нематоды.

\*Геном бактерии был расшифрован *случайно* в рамках проекта по секвенированию генома *Onchocerca volvulus* (см. **Онхоцеркоз**).

\*\*Может считаться самым распространённым паразитом из всех известных на земном шаре.

**Вальва.** От лат. *valva* (*valvae*) – *дверная створка*. 1. В ботанике, *створка*. 2. В анатомии, *клапан*, например, *aortic valve* – *аортальный клапан*.

**Вальвулярный.** От лат. *valvar* – *клапанный* (*valva* – *клапан*, *створка*). 1. Створчатый, клапанный (содержащий клапаны). 2. Относящийся к клапану.

**Вальгус.** От лат. *valgus* – *кривой, кривоногий*. Искривлённый, согнутый вовнутрь. Например, при синдроме Шерешевского-Тёрнера часто наблюдается *вальгусное* положение стоп (см. **Варус**).

**Вариабильность.** От лат. *variabilis* – *переменный, изменчивый* (англ. *variability* – *изменчивость, непостоянство*). Изменчивость наследственного признака. Синоним – *вариация* (возрастная вариация, соматическая вариация).

**Варианса.** От англ. *variance* – *отклонение* от типа, вида (лат. *variantio* – *различие*). Дисперсия (отклонение от среднего значения).

**Вариетет.** От лат. *varietas* – *различие, разнообразие, пестрота* (англ. *variety*). Разновидность, сортовой вариетет (различные сорта).

**Варикоз.** От лат. *varicosus* < *varix* (*varicis*) – *расширение вен* и *-osis* – *состояние*. Заболевание периферических вен (чаще на ногах), заключающееся в их деформации (образовании узлов и вздутий), расширении полостей и удлинении. Варикоз обусловлен врождённой слабостью сосудистой стенки или потерей ею эластичности, а также недостаточностью клапанного аппарата (см. **Варикоцеле**). Синоним – *варикозное вздутие*.

**Варикозный.** От лат. *varicosus* < *varix* < *varicis* – *расширение*. Относящийся к расширенным в результате варикоза венам.

**Варикоцеле.** От лат. *varix* (*varicis*)\* – *расширение вен* и греч. *kele* (англ. *hernia*) – *грыжа*\*\* . Расширение (дилатация или вздутие) просвета вен семенного канатика, обусловленное несостоятельностью венозных клапанов. Приводит к перегреву семенников и подавлению процесса сперматогенеза и, как следствие, мужскому бесплодию, вызванному возникающей олигоспермией или даже азооспермией (см. **Сперматогониальные стволовые клетки (SSC)**).

\*От лат. *varico* – *ходить, широко расставляя ноги*.

\*\*Образовано от древнерусского слова “грыза”, которое использовалось в значении *грызть*. Отсюда возникло и общее название отряда *грызунов* и слово *крыса*.

**Вариола.** От позд. лат. *variola* – *остинка, пузырьёк*. 1. Натуральная или “чёрная оспа” – один из самых злостных вирусных патогенов в истории человечества (на протяжении XVI–XVII веков убила каждого десятого человека). Считается, что в настоящее время оспа побеждена. До 2016 г. исследователи предполагали, что натуральная оспа имеет древнее происхождение. Однако проведённый недавно анализ вирусной ДНК, полученной из мумии ребёнка (вильнюсская мумия, Литва), умершего в XVII веке, и сравнение её с ДНК 49-ти современных штаммов, показал, что смертельная форма вируса возникла совсем недавно, а именно между 1530 и 1654 годами нашей эры. Предполагают, что источником смертельного штамма мог быть домашний скот.

2. Ветряная оспа. Герпесвирусная острая контагиозная инфекция, наблюдается обычно у детей. Характеризуется рассеянными папулами, которые превращаются в пустулы. Синоним – *varicella*.

**Вариоляция.** От лат. названия возбудителя оспы *Variola*. Методика прививки здоровых людей от оспы\* материалом, полученным из пустул больных натуральной оспой (вариолой) в лёгкой форме, с целью выработки невосприимчивости к заболеванию.

\*Издавна применяли на Дальнем Востоке, в Китае и Турции.

**Варроатоз.** Заболевание пчёл, вызываемое паразитическим клещом *варроа*, взрослые самки которого питаются гемолимфой пчёл. При этом клещи активно подавляют иммунную систему хозяина и могут переносить вирусные инфекции.

**ВАРС.** Аббревиатура понятия “*восходящая активизирующая ретикулярная система*”. Когда была обнаружена способность высокочастотного электрического раздражения ретикулярной формации вызывать у спящих кошек мгновенное пробуждение, её стали рассматривать как отдел, основной функцией которого является поддержание уровня активности мозга, необходимого для бодрствования. Отсюда и возник термин.

**Варус.** От лат. *vagus* – *выгнутый, кривой*. Искривлённый наружу (см. **Вальгус**).

**Варьирующая экспрессивность.** От лат. *variare* – *видоизменять* и *expressio* – *выражение*. Термин\*, относящийся к количественной характеристике изменчивости в проявлении генов (наряду с *пенетрантностью*) (см. **Пенетрантность**). Отражает явление различного проявления признаков (симптомов) у индивидуумов, несущих один и тот же мутантный аллель. Считается, что *варьирующая экспрессивность* зависит как от вариаций генетического фона, так и от факторов внешней среды (см. **Фенотипическая неоднородность**).

\*Термин был предложен в 1926 г. Николаем Владимировичем Тимофеевым-Ресовским совместно с немецким невропатологом Оскаром Фогтом (*Oskar Vogt, 1870–1959*), лечившим в последние годы жизни В. И. Ленина, а затем исследовавшим его мозг. Интересно отметить, что немецкое слово *Vogt* буквально означает “*призванный на помощь*”.

**Васкулярный.** От лат. *vasculum* – *небольшой сосуд*. Относящийся к сосудам, или содержащий сосуды.

**Васкуляризация.** От лат. *vascularity* – *наличие кровеносных сосудов* и *-ia* – *условия*. Образование новых кровеносных сосудов. Синоним – *ангиогенез*.

**Вегетативная нервная система.** От лат. *vegetativus* < *vegetare* – *расти* (*vegeta* – *трава*). Отвечает за нервную регуляцию внутренней среды организма, поддерживает её постоянство (*гомеостаз*) и обеспечивает приспособление организма к изменяющимся условиям среды (например, недостатку воды, холоду и т. д.). Одновременно эта система регулирует деятельность органов, не связанных с поддержанием гомеостаза,

например, половых органов. Влияние этой системы обычно не находится под непосредственным контролем сознания. Отсюда, синоним – *автономная нервная система*. Нервные центры *вегетативной* и *соматической* нервной системы на уровне ствола и полушарий головного мозга невозможно разделить морфологически. При этом периферические отделы этих двух систем нервной регуляции совершенно различны.

**Вегетативный клеточный цикл.** От лат. vegetativus < vegetare – *расти*. Жизненный цикл прокариотической клетки от одного деления до другого (фаза нормального роста и деления бактерии). Включает удвоение генетического материала (период С)\*, расхождение дочерних хромосом и деление клетки (период D). Фазу возрастания массы клетки перед началом репликации ДНК называют периодом В. Продолжительность периодов С и D почти не зависит от скорости роста, тогда как продолжительность периода В возрастает с увеличением времени генерации\*\*. Синоним – *вегетативная фаза* (у бактерий, способных к образованию спор, противопоставляется фазе *споруляции*).

\*При быстром росте в клетке протекают одновременно два или три перекрывающихся цикла репликации кольцевой молекулы ДНК (бактериальной “хромосомы”).

\*\*При высоких скоростях роста этот период отсутствует.

**Вегетативный полюс.** От лат. vegetatio – *возбуждение* < vegetare – *оживлять, одушевлять*. Область яйцеклетки животных, содержащая наибольшее количество желтка (см. **Анимальный полюс**).

**Вегетация.** От нем. Vegetation – *растительность* < лат. vegetatio – *возбуждение, рост* < vegeto – *оживлять, одушевлять*. 1. В ботанике, период активного роста растения, а также период активной жизнедеятельности растения. 2. Разрастание тканей любого типа, в том числе патологический рост.

**Вегетативное размножение.** Размножение растения из любого вегетативного органа (или отдельной его части), основанное на процессах регенерации части растения с превращением её в новый индивид. В природе вегетативное размножение может осуществляться различными способами: 1. Выводковыми почками (почками, опадающими на почву или в воду). 2. При помощи укороченных побегов (например, побегов, образующихся в узлах усов у клубники). 3. При помощи корневищ, а также корневыми отпрысками (корневой порослью). 4. Клубнями и луковицами. 5. Черенками или чубуками (виноградные черенки).

**Везалий Андреас (1514–1564).** Выдающийся бельгийский (родом из Антверпена) естествоиспытатель и анатом эпохи Ренессанса. Вопреки преследованиям католической церкви одним из первых стал изучать строение тела человека путём анатомических вскрытий. Главный труд (атлас анатомии) содержит семь книг “О строении человеческого тела” (1543 г.). Положил начало современной анатомии человека.

**Везикулы.** От лат. vesicula (vesiculum) – *пузырёк*. В общем смысле – пузырьчатые образования, содержащие жидкость. 1. Семенные, или лёгочные пузырьки (альвеолы лёгких). 2. Сыпь на коже может иметь разные названия: пузырьчатка, пемфигус, булла (буллёзная сыпь), волдырь, блистер. 3. В клеточной биологии полые мембранные (бислойные) пузырьки, в полости которых могут находиться *грузовые молекулы* (cargo). К таким молекулам относятся вещества, синтезированные в ЭПР и имеющие *адресную метку*, т. е. предназначенные для определённых компартментов клетки, но не для цитозоля. Вещества, выделяемые наружу клетки или, напротив, проникающие внутрь клетки путём эндоцитоза также транспортируются в пузырьках. Везикулы играют ключевую роль в реализации транспортных функций клетки (внутриклеточный везикулярный транспорт) (см. **Микросомы**). Синоним – *транспортные пузырьки*.

**Везикулярный.** От лат. vesiculum – *пузырёк*. Пузырчатый. Например, везикулярная сыпь.

**Везикулярный транспорт.** От англ. vesicular – буквально, *пузырьковый* (транспорт). Целенаправленный перенос (доставка) нативных (зрелых) белков из одних органелл клетки в другие путём формирования транспортных пузырьков. Перенос осуществляется в полости самих пузырьков или в составе везикулярных мембран, подобно интегральным белкам. Примером может служить перенос и выброс в кровь инсулина или передача между нейронами нейротрансмиттеров, заключённых в везикулы.

За открытие механизмов функционирования везикулярной транспортной системы клетки в 2013 г. была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине Джеймсу Ротману (James E. Rothman), Рэнди Шекману (Randy W. Schekman) и Томасу Зюдхову (Thomas C. Südhov).

**Вейсман Август.** Немецкий врач, зоолог, микроскопист и эволюционист (1834–1914 гг.), оказавший колоссальное влияние на развитие многих биологических наук, а особенно, генетики. Его теория *непрерывности “зародышевой плазмы”* привлекла внимание учёных к интенсивному исследованию зародышевых клеток – носителей наследственной информации, которая, по удивительно прозорливому мнению Вейсмана, заключена в хромосомах (см. **Барьер Вейсмана**).

**Вексилум.** От лат. vexillum – *знамя*. 1. Парус в цветке бобовых растений. 2. Расширение лапки, характерное для передних ног у роющих перепончатокрылых насекомых (*Hymenoptera*). 3. Опахало пера (орнитолоия).

**Вектор.** От лат. vector – *носитель, повозка* (veho, vectum, vexi, vehere – *нести, доставлять, привозить*). В общебиологическом смысле *вектор* – переносчик. Генно-инженерный и генно-терапевтический термин для обозначения любых плазмид или фагов, в которые можно встроить чужеродную ДНК, подлежащую клонированию (молекулы ДНК, способные к включению чужеродной ДНК). В настоящее время

под словом *вектор* понимаются искусственные генетические конструкции, способные к репликации и интеграции, и предназначенные для переноса генетического материала (генов) в чужеродные клетки. *Вектор* для клонирования – автономно реплицирующаяся ДНК (например, плазида), содержащая участки, необходимые для размножения в бактерии и участки, несущие чужеродную ДНК. Рекомбинантные векторы используются для переноса генетического материала (генов) между организмами, а также для его репликации и амплификации. Другими словами, *векторы* – это частицы, содержащие молекулы плазмидной, космидной или вирусной ДНК, которые служат “перевозчиками” нужного гена при интродукции его в другой геном. В генной терапии чаще используются *тропные* к тем или иным клеткам (тканям) вирусы, у которых часть генома замещается на материал, необходимый для терапии. К тому же, вирусный геном (и то далеко не всегда) позволяет встроить большие по размеру человеческие гены. Векторы, сконструированные на основе вирусов, обеспечивают наиболее высокую эффективность трансдукции и долгосрочную экспрессию целевых генов. Но вирусы, даже лишённые инфекционных свойств, далеко не безопасны. Прежде всего, они способны вызывать иммунный ответ, что не только препятствует успешному переносу генов, но и может привести к гибели пациента\*. К тому же вирусная трансдукция может сопровождаться мутагенными эффектами, а процедура подготовки вирусных векторов сложна и требует высоких материальных затрат. Поэтому разрабатываются альтернативные способы упаковки и доставки целевых генов (в том числе небιологические системы доставки, например, с помощью модифицированных гиалуроновой кислотой липосом, катионных полимерных частиц, создаваемых на основе хитозанов, дендримеров\*\*, полипептидов (точнее, так называемых *пептоидов*)). Например, упаковка ДНК в сферическую оболочку из В-циклодекстринов (CD) с включением адамантан-полиэтиленгликоля диаметром ~1нм, или полимеров из модифицированного L-глицина и стеарил-полилизина, аргинина, орнитина, а также с помощью наночастиц из SiO<sub>2</sub>, несущих заряды и обеспечивающих компактизацию находящихся на них молекул ДНК. Полимерные частицы легко поддаются модификациям с помощью лигандов, обеспечивающих высокую специфичность взаимодействия с клетками-мишенями, но их применение ограничено низкой эффективностью трансфекции и слабой экспрессией целевых генов.

В генной инженерии растений в качестве вектора используют полевую бактерию, вызывающую опухоли у растений\*\*\* (*Agrobacterium tumefaciens*), которая обладает способностью встраивать участки своей ДНК в геном растения, после чего поражённые клетки начинают быстро делиться, формируя опухоли. Получен штамм бактерии, не вызывающий образование опухоли, но сохраняющий функции вектора.

\*Особенно опасными оказались векторы, полученные на основе аденовирусов. Поэтому стали использовать векторы, сконструированные

на основе аденоассоциированных вирусов (AAV), которые не вызывают у человека инфекций, хотя большинство людей рано или поздно становятся их носителями. Кроме того, для AAV характерно множество серотипов (уже идентифицированы 11), обладающих различной тропностью к разным органам и тканям. Используют также ослабленный вариант вируса иммунодефицита человека, не вызывающий явного иммунного ответа и не активирующий онкогены. К тому же, лентивирусы по сравнению с AAV более “вместительны” и могут переносить сразу несколько целевых генов. И, наконец, векторы, изготовленные на основе обезвреженного варианта ВИЧ – это единственные векторы, способные доставлять гены в ядра покоящихся клеток, к которым относятся, например, плюри- и мультипотентные стволовые клетки костного мозга (см. **Периоды покоя, Покоящиеся клетки**). В результате модификации стволовых клеток генная терапия обладает долговременным эффектом, что и необходимо для достижения терапевтических целей. При этом клетки костного мозга можно извлекать и после необходимых манипуляций вновь возвращать пациенту (см. **Адренолейкодистрофия, сцепленная с X-хромосомой (X-АЛД)**).

\*\*Полиамидаминов (РАМАМ).

\*\*\*Повышает уровень растительных гормонов-ауксинов.

**Векторы ВАС и РАС.** От лат. vector – *носитель* и англ. аббревиатуры ВАС (bacterial artificial chromosomes – *бактериальные искусственные хромосомы*) и РАС (artificial chromosomes P1 – *искусственные хромосомы P1*). Векторы, выбранные для создания окончательных физических карт, пригодных для секвенирования генома человека (см. **Геном человека, Опорная STS-карта генома человека**). Отличаются стабильностью и способны включать вставки больших размеров (200–300 тыс. пар нуклеотидов).

**Велигер.** От лат. veli-ger – *несущий парусные суда* (velum – *парус*). Планктонная личинка у заднежаберных моллюсков (брюхоногих), например, у морской улитки, которую называют “морским зайцем”, а также у двустворчатых моллюсков.

**Велум.** От лат. velum – *парус* (val, veil – *оболочка* (англ. saul)) – *парусина, покрывало, завеса, занавес*. 1. Водная оболочка (амниотическая оболочка плода). 2. Передние воды при родах (часть амниона, окружающая голову плода в родах). 3. Наружная складка, окружающая полость зонтика у гидромедуз; является органом движения (служит для плавания и подгона пищевого детрита ко рту). У гидромедуз и медузоидных зооидов сифонофор представляет собой мускульную складку эктодермы по краю зонтика, при сокращении которой обеспечивается выброс воды из под зонтика и движение медузы вперед аборальным полюсом (см. **Аборальный**). Синоним – *парус* (см. **Веляриум**).

**Веляриум.** От лат. velarium – *навес, завеса, покрывало, парусина*. Орган движения у кубомедуз, аналогичный *велуму* у гидромедуз (см. **Велум**).

**“Венозные сердца”.** Анатомические образования у *головоногих моллюсков* – пульсирующие расширения стенок полых вен, располагающиеся в конечной их части (непосредственно перед жабрами), которые нагнетают кровь в жаберные сосуды. Играют роль дополнительных сердец (см. **“Жаберные сердца”**). Интересно отметить, что у *двустворчатых моллюсков* в ходе эмбрионального развития сердце закладывается как парный орган и у некоторых примитивных форм (например, *Arca*) два сердца сохраняются у взрослых особей.

**Вентральный.** От лат. *ventrum (venter)* – *брюхо, брюшко, живот*.  
1. Относящийся к органам брюшной части туловища, брюшной полости, области живота. 2. Расположенный со стороны брюха (брюшка) или на нём. 3. В нейроанатомии – нижняя часть мозговых структур. Синоним – *абдоминальный*, где *abdomen* – *живот* (англ. *belly*).

**Вентрикулы.** От лат. *ventriculus* – *желудочек, брюшко*. Полости сердца, а также головного мозга (мозговые желудочки, коих в мозгу 4).

**Вентрикулярный.** От лат. *ventriculus* – *желудочек, брюшко*. Желудочковый.

**Венты.** От лат. *ventus\** – *размахивать, колыхать, шевелить* (*ventilo* – *вею*). Гидротермальные выходы\*\*, состоящие из так называемой “подушечной лавы”, или “чёрные курильщики”, выбрасывающие минерализованные растворы горячей морской воды – флюиды, богатые водородом, сероводородом и металлами (восстановленными железом, марганцем, а также медью, кальцием и магнием), и расположенные на дне океанов (Атлантического, Тихого и Индийского) в местах разломов океанической коры. Здесь существуют зоны с чрезвычайно высокой биологической продуктивностью – “оазисы океанской пустыни”. Обнаружены в 1979 г. Жизнь в области вентов представлена сложными сообществами бактериальных хемосинтетиков (литоавтотрофов, метилотрофных и водородных бактерий), свободно живущих форм или симбионтов животных, на основе которых существует вся глубоководная фауна вентов (см. **Серпентинизация, Трофофоры**).

\*Вспомните, слово *вентилятор*.

\*\*В настоящее время предполагают, что для зарождения жизни лучше подходили менее горячие щелочные сульфидные источники, также “строившие башни”, в стенках которых располагались поры (микроскопические тоннели), с биохимическими условиями, подобными внутриклеточной среде (см. **ЛУКА**).

**Венулы.** От лат. *venule* – *венула*. Мельчайшие вены, формирующиеся как продолжение капиллярной сети.

**Вены.** От лат. *vena, venae* (англ. *vein*) – *кровеносный сосуд, жила*. Кровеносные сосуды, несущие кровь к сердцу. Вены содержат бедную кислородом кровь (венозную). Исключение составляют лёгочные и пупочные вены. В венах кровь движется значительно медленнее, чем в артериях. Стенки вен тоньше по сравнению со стенками артерий, и давление в венах очень низкое, а в венах грудной полости и крупных

венах шеи даже отрицательное во время вдоха, что оказывает присасывающее воздействие на приток венозной крови к сердцу. Поскольку в венах нижней части тела движение крови осуществляется против силы тяжести, возникающее в них гидростатическое давление может приводить к застою крови и расширению просвета вен (вены легко растягиваются и легко сдавливаются). В норме этому препятствуют артерио-венозные анастомозы, мышечная стенка, характерная для некоторых вен, венозные клапаны (преимущественно в венах конечностей), пропускающие кровь в одном направлении к сердцу и сдавливающее воздействие окружающих вены мышц. Есть и вены безмышечного типа, например, вены твёрдой мозговой оболочки и глаз. Венотонизирующим и антиэкссудативным действием обладает спиртовой экстракт, полученный из семян конского каштана (*Hippocastani*) – эскузан, уменьшающий концентрацию лизосомных ферментов и, тем самым, снижающий распад мукополисахаридов в стенках вен, венул и капилляров.

**Веретено деления.** 1. *Биполярное веретено деления.* Внутриклеточная структура, обеспечивающая движение хромосом к полюсам клетки во время митоза. Представляет собой систему тубулиновых микротрубочек\*, идущих от центриолей к кинетохорам хроматид (дочерних хромосом). На кинетохорах есть сайты, с которыми связываются микротрубочки. Механизм движения хромосом связан с разборкой микротрубочек со стороны хромосомных кинетохор на отдельные микрофиламенты, концы которых изгибаются наружу, обеспечивая тем самым тянущий момент. Обнаружена структура в виде кольца, носящая название “ожерелье хромосомы” (состоит из 16 субъединичных белков) и обеспечивающая закрепление на кинетохоре разбирающихся концов микротрубочек. В клетках человека осуществляется другой способ закрепления нитей веретена на кинетохорах в виде своеобразных крючков. В структуре кинетохоров есть белок с сенсорными функциями, получивший название “Аврора”, и способный фосфорилировать белки, присоединяющиеся к микротрубочкам. Фосфорилирование ослабляет присоединение. Отсюда следует, что чем больше расходятся кинетохоры хроматид, тем меньше степень их фосфорилирования (они в большей степени дефосфорилированы), и тем крепче микротрубочки связаны со своими кинетохорами. Если микротрубочки случайно присоединяются неправильно, то они в большей степени фосфорилируются и при натяжении отваливаются. Таким образом, белок Аврора играет роль контролёра правильного присоединения микротрубочек к кинетохору (см. **Белок Аврора, Кинетохор, Центромера, Центросома**). Синонимы – *митотическое веретено (closter), ахроматиновый аппарат.* 2. *Однополярное (конусовидное) веретено деления.* У листового комарика *Sciara sorophila* в процессе сперматогенеза, в отличие от большинства организмов, не происходит спаривания (конъюгации) материнских и отцовских хромосом. Вместо этого весь набор хромосом делится на две

части и материнские хромосомы движутся к единственному полюсу веретена (полюсу клетки), а отцовские, напротив, отталкиваются от него, перемещаясь в выпячивание плазматической мембраны, а затем выбрасываются из клетки (половая диминуция) (см. **Диминуция**). Отсюда видно, что хромосомы могут иметь элементы, контролирующие собственную сегрегацию.

\*У дрожжей к каждой кинетохоре подходит только одна микротрубочка, а у человека – 25.

**Вермициды.** От лат. *vermis* – червь, червячок, гусеница, *caedo* – убиваю и *eidos* – сходство. Вещества, применяемые для борьбы с вредными червями, личинками. Вермицидный агент – вещество, уничтожающее кишечных гельминтов. Синоним – *вермифугальный* (глистогонный), где лат. *fugo* – изгонять, прогонять, обращать в бегство.

**Вернализация.** От лат. *verno* – становиться весенним, оживать с весной, зеленеть. Синоним – *яровизация* (см. **Яровизация**).

**Вернике центр (Вернике зона)\*.** Область теменной и височной коры левого полушария головного мозга, ответственная за речевое согласование и формулирование мыслей (за осмысленность речи). Зона восприятия речи и её понимания. Ассоциирована с рецептивной афазией, при которой пациенты не способны понимать речь, даже свою собственную, часто беглую, с бесконечными тирадами слов, несвязную и бессмысленную (см. **Брока' центр, Афазия**). Синонимы – *сенсорная речевая зона* (“sensory speech center”), *рецептивная область коры*.

\*Назван по имени немецкого врача невропатолога и психиатра Карла Вернике (Karl Wernicke, 1848–1905), открывшего область коры головного мозга, отвечающую за понимание нами речи.

**Веротоксин.** От названия культуры клеток *Vero* (линия клеток почки зелёной мартышки) и *toxin* – яд. Другое название – шига-подобный токсин\*, оказывающий цитопатическое действие на культуру клеток *Vero*. Этот энтеротоксин выделяют энтерогеморрагические штаммы бактерии *Escherichia coli*, вызывающие кровавую диарею и относящиеся к серотипу O157 (см. **Кишечная палочка**). При лечении такой диареи антибиотиками в результате гибели бактерий, приводящей к освобождению и попаданию веротоксина в кровь, возрастает вероятность возникновения тяжёлого, угрожающего жизни осложнения, называемого *гемолитико-уремический синдром\*\**.

\*Название связано с тем, что он очень похож на токсин, продуцируемый некоторыми штаммами бактерий *Shigella*. Токсин подавляет биосинтез белка в клетках, воздействуя на 28 S РНК большой субъединицы рибосомы.

\*\*Характеризуется гемолитической анемией, тромбоцитопенией и острой почечной недостаточностью.

**Верруга.** От исп. *verruca* – бородавка. Доброкачественное образование на коже, сопровождающееся не только гиперкератинизацией эпидермиса, но и гипертрофией зернистого слоя кожи, что ведёт

к образованию очагового выступа этого слоя – бородавки. Часто бородавки имеют вирусную природу (вызываются вирусом папилломы человека). Синоним – *веррука* (*verruca*).

**Веррукозный.** От исп. *verruca* – бородавка и греч. *-osis* – состояние. Буквально, бородавчатый.

**Версен.** От лат. *verso* – *вращать, приводить в движение, обращать*. Хелатирующее соединение. Синоним – *этилендиаминтетрауксусная кислота* (ЭДТА).

**Вертекс-зубцы.** От лат. *vertex* – *центр вращения* < *verto* – *поворачиваю*. Высокоамплитудные зубцы длительностью 3–5 секунд на ЭЭГ, соответствующие физиологическому моменту засыпания.

**Вертиго.** От лат. *vertigo* – *головокружение*. Вертиго наступает при нарушении, в силу разнообразных причин, передачи и согласования информации, поступающей в височные отделы коры головного мозга, отвечающие за равновесие (центры равновесия), от вестибулярного аппарата, нервных окончаний в мышцах, связках и суставных сумках, а также от глаз.

**Вертикальная передача.** Термин, предложенный американским вирусологом Гроссом (*Gross L., 1951*), для обозначения механизма передачи лейкемического агента (вируса) у мышей от матери к потомству, когда потомство рождается уже заражённым. Вирус может также передаваться и с молоком.

**Вестерн-блоттинг.** От англ. *western* – *западный* и *blotting* (*blotting paper* – *промокательная бумага* < *blot* – *пятно, клякса*). Метод идентификации белков путём переноса их на нитроцеллюлозные фильтры с последующим выявлением с помощью соответствующего зонда, например, специфических антител.

**Вестибулум.** От лат. *vestibulum* – *площадка перед домом, вход, преддверие*. Предротовая ямка (углубление перед *цитостомом*) у инфузорий (см. **Перистом (перистомииум)**). Синоним – *предротовая полость* (перистом).

**Вестибулярный.** От лат. *vestibule* – *преддверие, полость перед входом в канал*. Преддверный (вспомните, *вестибюль*). Например, вестибулярный аппарат, вестибулярная полость костного лабиринта среднего уха (см. **Отолиты**).

**Веститура.** От англ. *vestiture* – *одеяние* < лат. *vestitum* – *покрывать, одевать*. Наружный покров тела животных, представленный волосами, перьями, роговыми пластинками или чешуёй.

**Вещество Р.** 11-членный физиологически активный пептид желудочно-кишечного тракта\*. Относится к группе нейрогормонов. Вырабатывается также мозговым слоем надпочечников. В слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта вырабатываются и другие пептиды, такие как интестинальный вазоактивный полипептид и пептиды, подобные холецистокинину, соматостатину и β-энкефалину.

\*Первый из пептидов, обнаруженных в кишечнике и мозгу.

**Виагра\***. Цитрат силденафила (*sildenafil citrate*). Широко применяемый препарат для стимуляции мужской потенции (эректильной функции) при стрессах, неврозах и депрессиях, а также для лечения импотенции любой этиологии. Силденафил блокирует действие фосфодиэстеразы, содержащейся в тканях кавернозных (пещеристых) тел и регулирующей процесс оттока крови из полового члена. Однако фосфодиэстераза содержится также в сетчатке глаза\*\* и миокарде, вследствие чего применение препарата чревато побочными действиями. Поэтому препарат противопоказан людям, страдающим ишемической болезнью сердца, особенно с нарушениями сердечного ритма. Одновременное применение виагры с сердечными нитратами (нитроглицерином, нитролонгом и т. п.) чрезвычайно опасно для жизни, поскольку совместное действие препаратов снижает артериальное давление до критического уровня и может привести к смерти. Синоним – *торнетис* (препарат фирмы “Sandoz”).

\*Препарат первоначально применялся как гипотензивное сердечное средство (эффект, основанный на действии монооксида (оксида) азота, NO), у которого впоследствии, как побочное действие, случайно обнаружилось свойство стимулировать эрекцию. Виагра улучшает опосредуемую NO передачу сигналов в стенках кровеносных сосудов пениса.

\*\*У людей, принимающих алкоголь (а также при частом применении препарата), могут возникнуть искажение цветового восприятия, при котором всё окрашивается в голубой цвет.

**Вибрионы.** От лат. *vibrō* – *колеблюсь, извиваюсь\** и греч. *οπ* – *существо*. Грамотрицательные бактерии, имеющие форму запятой или, точнее, изогнутой палочки. Способны к быстрым колебательным движениям, откуда и получили своё название. Не образуют спор. Вибрионы обитают в водоёмах, почве, а также являются симбионтами кишечника позвоночных. Патогенные формы вызывают *вибриозы* у животных и человека. Основной токсигенный патоген человека из этого семейства, вызывающий водную диарею (холеру), – *Vibrio cholerae* Эль Тор; относится к биотипу O1 (несёт O-антигены). Патогенез заболевания связан с массивным заселением тонкого отдела кишечника бактериями и секрецией энтеротоксина (холерогена), что приводит к потере энтероцитами воды и ионов (и, в конце концов, к дегидратации и нарушению электролитного баланса в организме, что смертельно опасно) (см. **Энтеротоксины**). Интересно отметить, что люди, носители группоспецифического антигена O (первая группа крови в системе ABO), наиболее чувствительны к холере, но зато более устойчивы к малярии, чем обладатели других групп крови (A, B и AB) (см. также **Муковисцидоз**).

\*От лат. *vibrare* – *приводить в движение, качать, колебать*.

**Вибриссы.** От лат. *vibrissae* < *vibrare* – *дрожать, колебаться, колыхаться*. Длинные, жёсткие, чувствительные волосы у млекопитающих, расположенные пучками на нижней и верхней челюстях (усы у кошачьих) или у глаз, формирующие осязательную зону.

Иногда *вибриссы* располагаются и на других частях тела, как, например, на лапах у сумчатых животных.

Лучшие кисточки для письма иероглифов китайцы издавна изготавливают из *вибриссов* крыс.

**Виварий.** От лат. *vivarium* < *vivus* – *живой*. Специальное помещение для содержания лабораторных животных. Синоним (англ.) – *retainer* (а также, садок).

**Вивипарии.** От лат. *viviparia* (англ. *viviparity*) – *живорождение*, где *viva* – *жизнь* и *paro* – *рождать*. В ботанике, вивипарии – выводковые луковички. У некоторых растений, например, у мятлика луковичного, кроме обычного семенного способа размножения, существует и другой способ, связанный с образованием живородящей формы – выводковых луковичек, или луковичек-вивипариев.

**Вивипария.** От лат. *viviparia* (англ. *viviparity*) – *живорождение* < лат. *viviparus* (англ. *viviparous*) – *живородящий*. Живорождение. Явление, присущее организмам, рождающим живое потомство и, тем самым, отличающихся от яйцекладущих животных (см. **Яйцеживородящие**). Синоним – *зоогония* (англ. *zoogony*).

**Вивисекция.** От лат. *vivus* – *живой* и *sectio* – *рассечение*. В буквальном смысле *живосечение\**. Метод анатомии, физиологии, патологической физиологии и др. наук, позволяющий исследовать функции организма в тех или иных экспериментальных условиях на интактных (живых) животных. С помощью *вивисекции* были сделаны блестящие открытия в биологии и медицине такими выдающимися учёными как Гален, Гарвей, Граф, Мальпиги, Спаллланцини, Гальвани, Клод Бернар, Пфлюгер, Гельмгольц, Сеченов, Мечников и др. В настоящее время вивисекция в научной практике применяется очень редко.

\*Первые *вивисекции* начали делать на приговорённых к казни преступниках в александрийском Музейоме (Египет, в 300–240 гг. до н. э.) древнегреческие анатомы и врачи Герофил и Эрасистрат.

**Вид (appearance, kind)\*.** основополагающее понятие описательного (дескриптивного) раздела биологии – систематики живых существ. Биологическая концепция вида была разработана в основном зоологами\*\*. Вид – низшая таксономическая группа (группа родового деления), обозначается латинским словом “*species*” и представляет собой совокупность особей, характеризующихся одинаковым строением и функциями, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство. Вид может образовывать целый спектр жизненных форм, различающихся своими потенциями. Поэтому виды – это объективная реальность. Признаки вида отражают приспособление особей к определённым условиям существования. В то же время каждая отдельная особь, принадлежащая к тому или иному виду, не может отражать все совокупные свойства вида. Основной принцип деления на виды – невозможность получения естественным путём плодовитого потомства при межвидовом

скрещивании\*\*\*. Кроме того, каждый вид имеет свою область распространения – *ареал*, в пределах которого имеются необходимые условия для существования и который в процессе естественной эволюции, а также под влиянием человека, может измениться. Согласно представлениям Карла Вёзе, *виды – это временные сообщества генов, нестабильные во времени\*\*\*\** (Woesle C., The universal ancestor. PNAS, 1998, v. 95, p. 6854–6859). Средняя продолжительность существования видов млекопитающих – 2,5 млн. лет. В то же время для некоторых видов хордовых удаётся проследить неизменность их видовых свойств на протяжении очень длительных временных периодов, например, у некоторых представителей ихтиофауны (в частности, у шестижаберных акул). Отправная точка видообразования – разделение популяций и их изоляция. (Согласно классическим представлениям изоляция чаще всего вызывается географическим обособлением популяций предкового вида и отсутствием скрещивания представителей разных групп, что обозначается термином *аллопатрическое* видообразование.) Однако существуют и виды, возникшие в отсутствие изоляции (*симпатрическое* видообразование), например, виды рыб цихлид, населяющих кратерные озёра восточной Африки, или черепахи с длинными и короткими шеями с Черепашьих островов (Галапагос, архипелаг Колон). Особый интерес вызывают недавно опубликованные данные по различным экотипам косаток мирового океана, у которых отсутствуют разделяющие популяции барьеры, а процесс видообразования вызван поведенческими, “культурными”\*\*\*\*\* различиями, связанными с характером питания и способами добычи корма (см. **Видообразование (speciation), Экотипы**).

С точки зрения геномики для возникновения нового вида нет необходимости в изменении всего генома, включая структурные гены, ответственные за производство функциональных белков (они часто у разных, даже очень далёких видов, совершенно одинаковые). Достаточно внести изменения в те его места, которые значительно влияют на функционирование всего организма, и к ним относятся регуляторные последовательности. В результате изменяются время, место и последовательность “включения” и “выключения” генов, и именно это перестраивает работу всего генома и приводит к возникновению нового вида.

В настоящее время известно от 2 до 8 млн. видов различных организмов (согласно разным источникам) и 90 % из них – это насекомые! За всю же историю жизни на Земле существовали не менее 10 миллиардов видов живых существ.

Современный человек уже просуществовал не менее 950 тыс. лет. Считается, что видообразование, как биологический процесс, на уровне человека остановилось, но это, по-видимому, не совсем верные (или совсем неверные) представления.

\*Впервые понятие “вид” было введено в науку в конце XVII века английским учёным Джоном Реем (1623–1705), *который* дал определение вида у растений.

\*\*Американский зоолог и эволюционист (по национальности немец) Эрнст Майр определял вид как “группы скрещивающихся или потенциально способных скрещиваться природных популяций, репродукционно изолированных от других таких же групп”.

\*\*\*Сохранение видов обеспечивается наличием генетических барьеров, препятствующих скрещиванию. Если скрещивание всё же происходит, потомство оказывается стерильным. Классические примеры – *мул* (потомок, полученный при скрещивании осла и лошади) и *лошак* (жеребца и ослицы), не способны к размножению.

\*\*\*\*Следует добавить, что каждый вид, существующий в настоящее время, – это эволюционный триумфатор, живущий без гарантированного будущего.

\*\*\*\*\*Не врождённые формы поведения, которые передаются из поколения в поколение при социальном взаимодействии (обучении).

**Видообразование (speciation).** Процесс эволюционного расхождения популяций одного вида, в результате которого из исходного вида образуются новые виды. Другими словами, эволюционный процесс образования новых видов из уже существующих. Считается, что основной механизм видообразования – репродуктивная изоляция, возникающая по разным причинам. В результате изоляции у двух территориально разделённых групп организмов накапливаются серьёзные изменения, препятствующие оплодотворению или приводящие к рождению мёртвых, а также бесплодных потомков (лошак и мул). Исследования, проведённые на дрозофилах, показали, что скачки генов из одной хромосомы в другую (так называемые “блуждающие, или прыгающие гены”) также могут приводить к появлению новых видов. Так у двух разных видов дрозофил (*Drosophila melanogaster\** и *Drosophila simulans*) один и тот же ген *JYAlpha*, отвечающий за нейтрализацию спермы, находится на разных хромосомах (четвёртой и третьей, соответственно). Этот факт показывает, что репродуктивная изоляция может начаться и без изменения функций генов. На мышах также показано, что мутация только в одном гене может приводить к видовому расхождению, поскольку мутанты уже не скрещиваются с особями дикого типа.

Согласно классическим представлениям Ч. Дарвина: “*разновидность есть зачинающийся вид, вид – обособившаяся, определившаяся разновидность*”.

\*Название переводится как “любительница нектара чернобрюшковая”. В ранних генетических исследованиях плодовая мушка называлась *Drosophila ampelophila*, где лат. “*ampelophila*” означает “любительница винограда”.

**Викарирующие виды.** От лат. *vicarius* – *заменитель, замещающий*. Генетически родственные виды, занимающие разные ареалы. Различаются

сезонные, географические, экологические или высотные *викарианты*.  
Синонимы – *викарные* виды, *викарианты*.

**Викарный.** От лат. *vicarius* – *замещающий*. Заместительный, компенсаторный. Например, *викарная* гипертрофия одной почки при односторонней гипоплазии или удалении второй почки.

**Виллебранда фактор.** Олигомерный гликопротеин, содержащийся в кровяных пластинках, плазме и субэндотелии, обеспечивающий прилипание (адгезию) тромбоцитов к волокнам соединительной ткани по краям раны (образует мостики между субэндотелиальными структурами и специфическими рецепторами (гликопротеином Ib) на поверхности тромбоцитов). Фактор первичного гемостаза.

**Виллизиевый круг.** Артериальное кольцо, лежащее в основании мозга, через которое регулируется кровоснабжение мозга\*.

\*Названо в честь английского анатома Томаса Уиллиса (1621–1675).

**Вилликинин.** От лат. *villi* – *ворсинки* и греч. *kinesis* – *движение*. Биологически активное вещество (тканевый гормон), вырабатываемое желудочно-кишечным трактом и стимулирующее движение микроворсинок тонкой кишки.

**Виллин.** От лат. *villi* – *ворсинка* (англ. *shaggy* – *ворсистый*) и *protein* – *белок*. Белок с М.м. 92 kDa, содержащий актин-связывающие домены (ABD)\* и вызывающий образование поперечных сшивок между актиновыми нитями (явление желатинизации). Виллин был выделен из щёточной каёмки (микроворсинок) кишечного и почечного эпителия, и отсюда получил своё название.

\*ABD – actin binding domains.

**Виллома.** От лат. *villi* – *ворсинки* и греч. *oma* – *вздутие, опухоль*. Сосочковая опухоль (см. **Папиллома**).

**Виллюс.** От лат. *villi* (*villus*) – *ворсинка*. Выступ на поверхности слизистой оболочки.

**Вилт.** От англ. *wilt* – *увядать*. 1. Преждевременное увядание растения, обычно вследствие заболевания или паразитарного поражения. 2. Заболевание хлопчатника, вызываемое паразитирующими в сосудистой ткани несовершенными грибами рода *Verticillium*\*.

\*От лат. *verticillus* – *вращательный диск, веретёна*.

**Вильмса\* опухоль.** Опухоль почки у детей. В основе её происхождения, скорее всего, лежат стволовые эмбриональные клетки. Синоним – *эмбриома почки*.

\*Названа по имени немецкого врача-хирурга Макса Вильмса (M. Wilms, 1867–1918). Этот эпоним в настоящее время заменён на более подходящий термин “эмбриональная нефрома”, поскольку опухоль возникает из остатков зародышевой ткани.

**Виментин (vimentin).** От лат. *vimen* – *гибкий прут для плетения* (*vimentum* – *плетение*) и *protein* – *белок*. Цитоскелетный белок с М.м. 52 kDa (основной белковый компонент промежуточных филаментов) мезенхиальных и немезенхиальных клеток (мышечных,

эпителиальных и глиальных), способный к сополимеризации с другими субъединицами с образованием *промежуточных филаментов* цитоскелета (см. **Десмин**).

**Винбластин (vinblastine).** От лат. названия *Vinca pervinca* – *барвинок\** и blast – *росток*. Терпеновый индольный димерный алкалоид, впервые выделенный из *Vinca rosea*. В настоящее время винбластин получают из мадагаскарского барвинка (*Catharanthus roseus*)\*\*. Обладает противоопухолевым цитостатическим действием. Разрушает нити веретена, взаимодействуя с тубулином, в результате чего останавливает делящиеся клетки в митозе. Применяют при лечении лимфомы Ходжкина, острого и хронического лейкозов, лимфосаркомы и хорионкарциномы (см. **Винкрестин, Винкалейкобластин, Паклитаксель**).

\*Род многолетних трав семейства кутровых.

\*\*Низкое содержание алкалоида в растительном сырье делает его экстракцию очень дорогостоящей.

**Винкалейкобластин.** От лат. названия *Vinca pervinca* – *барвинок*, греч. leukos – *бесцветный, белый* и blast – *росток*. Препарат винбластинсульфата.

**Винкрестин.** От лат. названия *Vinca pervinca* – *барвинок* и crista – *хохолок, пучок*. Терпеновый индольный димерный алкалоид, получаемый из мадагаскарского барвинка (*Catharanthus roseus*). Подобно винбластину реагирует с тубулином, препятствуя митозу и, тем самым, проявляет противоопухолевую активность (эффективнее, чем винбластин при острых лейкозах).

**Винкулин.** От лат. vinculum – *верёвка, шнур, перевязь* и греч. protein – *белок*. Внутриклеточный белок, участвующий в межклеточной адгезии. Связывает белки интегрины с актиновыми микрофиламентами (F-актином) цитоскелета. Понижение клеточной адгезии и округление клеток при опухолевой трансформации объясняют фосфорилированием винкулина тирозиновой протеинкиназой SRC (кодируется онкогеном Src).

**Виолевая (виоловая) железа.** От лат. viola – *фиалка*. Железа, расположенная у лисиц под хвостом и выделяющая пахучий секрет (феромон), обладающий ароматом фиалки.

**Виоленты.** От лат. violentia – *склонность к насилию, беспощадность*. Виды растений, которые энергично захватывают всё новые территории, прочно удерживая их за собой. Термин предложил советский ботаник Л. Г. Раменский; он также образно называл такие виды “львами растительного мира”. Примером вида-льва в зоне прохладного умеренно-влажного климата служит ель, вытесняющая все другие древесные породы (см. **Эксплеренты**).

**Виргинальный.** От англ. virginal < лат. virginalis – *девственный* (virginitas – *девственность*). 1. Относящийся к субъекту, не имевшему половых контактов. Для женщины признаком виргинальности является наличие девственной плевы (*гимена*). 2. Период жизни растения, продолжающийся от начала автотрофного питания до первого цветения.

**Виремия.** От лат. *virus* – *яд* и греч. *haima* – *кровь*. Проникновение вирусов в кровоток. Виремия может быть первичной и вторичной. Вторичная виремия, например, характерна для патогенеза оспы.

**Вирилизация (вирилизм).** От лат. *virile, virilis* – *относящийся к мужскому полу*, где *vir* – *взрослый мужчина*. Приобретение женщиной мужских соматических признаков, таких как огрубение голоса, гирсутизм, себорея, облысение, увеличение размеров клитора и ожирение (распределение жира по мужскому типу). Развитие у женщин фенотипа по мужскому типу происходит в результате гиперпродукции надпочечниками мужских половых гормонов, главным образом, *дегидроэпиандростерона*. Синонимы: *маскулинизация* и *андрогенизация*.

**Вирион.** От лат. *virus* – *яд* и греч. *on* – *существо*. Термин для обозначения обособленной элементарной вирусной частицы, состоящей из сердцевинки (нуклеоида) и белковой оболочки (капсида). Нуклеоид в зависимости от типа вируса может содержать РНК или ДНК и формировать комплекс с оболочкой, носящей название *нуклеокапсид*, который представляет собой полный вирус (например, у пикорнавирусов и аденовирусов) или покрывается ещё дополнительной оболочкой (как у миксовирусов, парамиксовирусов и герпетовирусов).

**Вироген.** От лат. *virus* – *яд* и греч. *gēnān* – *порождать*. Вирусная информация, содержащаяся в клетках в неактивном состоянии. Вирус, включённый в геном клетки-хозяина. Синоним – *провирус*.

**Вироиды\***. От лат. *virus* – *яд* и греч. *eidōs* – *похожий*. Инфекционные нуклеиновые кислоты (двуцепочечные РНК со сшитыми концами), не имеющие белковой оболочки и заражающие различные растения (например, картофель, или лимонное дерево). Другими словами, вироид – это очень короткая инфекционная “голая хромосома”. Например, самый первый из найденных вироидов (PSTV, *potato spindle tuber viroid* – вироид веретёновидности клубней картофеля) содержит всего 359 нуклеотидов.

\*Термин “вироид” предложил в 1971 г. американский вирусолог Т. Динер (T. Diener).

**Виропексис.** От лат. *virus* и *rexi* (*repto*) – *разрыхлять*. Процесс поглощения вирусных частиц клеткой-хозяином.

**Вирофаги.** Фаги вирусов. Термин был введён в 2008 г. группой французских учёных во главе с Бернаром Ла’Скола применительно к обнаруженному ими вирусу, паразитирующему не на бактериях или эукариотических клетках, а на особых гигантских вирусах, которые также были обнаружены совсем недавно (см. “Древние” вирусы, **Мимивирусы**). Вирофаги окружены капсидом икосаэдрической формы, содержащим кольцевую ДНК размером 18,343 кб, несущую 21 белок-кодирующий ген. Эти новые вирусы получили название “Спутники”. Анализ генов показал, что геном “Спутника” имеет химерную природу, т. е. гены приобретены от других вирусов.

**Вирулентность.** От лат. *virulentus* – *ядовитый*. Количественное измерение патогенности. Выражается числом микроорганизмов, необходимых для того, чтобы вызвать заболевание (*инфицирующая доза*). Другими словами, вирулентность – это патогенность возбудителя инфекционного заболевания (в том числе его токсичность). Вирулентность некоторых форм бактерий обусловлена полисахаридами клеточной капсулы (оболочки), которая обеспечивает им неуязвимость от действия защитных сил организма хозяина (см. **Патогены, Факторы вирулентности, Факторы риска**). Классический пример наличия или отсутствия вирулентности – пневмококки (*Diplococcus pneumoniae*) (см. **Трансформация**). В основе получения вакцин лежит искусственное уменьшение вирулентности (см. **Аттенуация**).

**Вирулентные мутанты бактериофагов.** От лат. *virulentus* – *ядовитый*. Мутанты, не способные к переходу в лизогенное состояние.

**Вирулентные фаги.** От лат. *virulentus* – *ядовитый*. Фаги, обладающие свойством лизировать бактерии при заражении (см. **Лизогения, Умеренные фаги**).

**Вирус Денге.** Вирус, вызывающий тропическую *лихорадку Денге*, сопровождающуюся сыпью, симптомами сильной простуды и болями в суставах (отсюда возникло другое название болезни – “костоломная болезнь”). Иногда может приводить к наиболее опасной геморрагической форме, заканчивающейся в 5 % случаев летально. Заболевание широко распространено в тропиках. Лихорадка Денге поражает несколько сотен млн. человек в год. Переносчиками вируса Денге являются комары *синантропных* видов *Aedes aegypti*\* и *Aedes albopictus* (азиатский тигровый комар), у которых вирус поселяется и успешно размножается в клетках слюнных желёз. Однако вирусы Денге для самих комаров неестественны; они получают их только от заражённых людей и поэтому являются простыми переносчиками инфекции (см. **Флавивирусы, Вольбахия**).

\*Желтолихорадочный комар, отличительными признаками которого служат белые отметины на груди и лапках. Комар способен размножаться в любых непроточных водоёмах (лужах) в тропическом и субтропическом климате.

**Вирус Зика (Zika).** От названия лесного, заболоченного массива\* в Уганде (слово означает “заросли”), где этот флавивирус был обнаружен в 1947 г. у марышек. Долгое время вирус считался безопасным для человека (вирус связывали со слабо выраженной симптоматикой), но в 2007 г. на острове Япа (Микронезия, Океания) он вызвал вспышку заболевания, похожего на лихорадку Денге (см. **Вирус Денге, Флавивирусы**). В 2015 г. *лихорадка Зика*\*\* появилась в Бразилии, а затем в Аргентине, Колумбии, Сальвадоре, в экваториальной Африке и даже в Европе и США, продемонстрировав пандемический характер распространения. Вирус переносится различными видами комаров рода *Aedes*. Высказаны подозрения, что вирус может передаваться и от человека к человеку через кровь, а также половым путём. У взрослых заболевание

проявляется лихорадкой с высокой температурой тела, болями в суставах (арталгией), сыпью и конъюнктивитом, а в последствии и полинейропатией. Сейчас становится ясно, что Зика относится к нейротропным вирусам. Смертельные случаи заболевания зафиксированы не были. У беременных женщин вирус поражает плод, приводя к развитию тяжёлой патологии мозга с выраженной *микроцефалией* у новорождённых, которая может сопровождаться церебральным параличом (в форме гемиплегии). Поэтому журналисты прозвали вирус Зика “вирусом идиотии”. Кроме микроцефалии у новорождённых, в Бразилии были зафиксированы случаи неврологического расстройства под названием “синдром Гиена-Барре”. Высказаны также подозрения, что не вирус Зика вызывает микроцефалию, а инсектицид, с помощью которого борются с комарами. В начале 2016 г. власти Сальвадора в районах распространения вируса первыми рекомендовали населению воздерживаться на год-два от беременности. Следует отметить особую странность в поведении вируса – клинические проявления заболевания зависят от климата.

\*Район, в котором обитает до 40 видов комаров.

\*\*Лихорадка Зика относится к зоонозным заболеваниям (см. Зоонозы).

**Вирус лихорадки Западного Нила (West Nile virus).** Вирус энцефалита из группы флавировусов, передаваемый москитами (комарами, особенно рода *Culex*). Эндемичен для Африки, но вызывает энцефалит и в других регионах Земли. Был обнаружен у мёртвых птиц (главным образом, ворон) и у людей в Нью-Йорке в 1999 г.; позднее распространился вдоль Восточного побережья США и дальше вглубь континента до Колорадо.

**Вирус Нипах.** Неизвестный ранее вирус, относящийся к группе *парамиксовирусов*, и вызывающий смертельный энцефалит (до 75 % заболевших умирает), а у выживших сильно страдает память. Вспышка была зарегистрирована в Малайзии и Сингапуре в 1998 г., а затем в 2004 г. в Бангладеш. Первоначально заболевшими были люди, ухаживавшие за свиньями. Позднее выяснили, что вирус переносится крыланами и передаётся через их слюну, а болезнь распространяется в период сбора сока финиковых пальм с декабря по март. Оказалось, что крыланы пьют собранный сок и даже мочатся в ёмкости с соком, заражая его вирусом.

**Вирус Хендра.** Вирус из группы парамиксовирусов, похожий на вирус кори, и вызвавший единственный раз тяжёлое респираторное заболевание у людей в городе Хендра (Австралия) в 1994 г.; унёс две трети своих жертв. Показано, что вирусы Хендра могут переносить рукокрылые (фруктовые летучие мыши). Синоним – *морбилливирус лошадей*.

**Вирусная частица.** Самособирающийся белково-нуклеиновый молекулярный комплекс, представляющий собой внеклеточную структуру (по сути, свободную органеллу) разной степени сложности, приспособленную для переноса от клетки к клетке нуклеиновой кислоты

(см. **Самосборка**). Различают вирусные частицы, имеющие оболочку, представляющую собой липидную бислойную мембрану и частицы, лишённые такой оболочки. Это приводит к различиям в способах проникновения вирусов в клетку и их высвобождения из заражённой клетки-хозяина.

**Вирусные геморрагические лихорадки.** Ряд чрезвычайно инфекционных, с высоким уровнем летальности (например, вирус Эбола даже на фоне активного лечения даёт 50% смертность), вирусных заболеваний, вызываемых патогенными агентами, возникшими, по-видимому, недавно (с эволюционной точки зрения), и характерных для некоторых районов Африки, Юго-Восточной Азии, Австралии и Южной Америки\*, резервуар которых до сих пор не всегда известен. Для геморрагических лихорадок характерны нарушения микроциркуляции и развитие ДВС-синдрома (диссеминированного внутрисосудистого свёртывания крови), а из-за резкого увеличения проницаемости стенок сосудов возникают чудовищные кровотечения, происходящие в головном мозгу, в ЖКТ и других органах и тканях, включая кожу, возникающих вследствие выраженной тромбоцитопении и прямого поражения клеток сосудистого эндотелия за счёт так называемого “цитокинового шторма”\*\*, провоцируемого макрофагами. (Например, при лихорадке Эбола кровь может сочиться даже из глаз!) (см. **Цитокины**). К таким особо опасным инфекциям относятся лихорадки, вызываемые вирусами Ласса\*\*\*, Марбург (впервые установлен в городе Марбург, Германия в 1967 г.), Мачупо (болливийская геморрагическая лихорадка), Матабо (по названию реки в Заире), Сабиа, Ханта (вирус Син Номбре), Хуниин (аргентинская лихорадка), Юшин и Эбола (Заирский вирус из семейства филовирусов, имеющих длинные нитевидные вирионы) (см. **Филовирусы**).

Для этих инфекций свойственен короткий инкубационный период (менее 10 дней).

\*Для последних двух районов мира (особенно для стран Карибского бассейна) характерна лихорадка Денге (передается комарами рода *Aedes* и иногда принимает геморрагическую форму), а жёлтая лихорадка (оба вируса из семейства флавивирусов) и пятнистая лихорадка Скалистых гор характерны для Южной Америки.

\*\*При этих заболеваниях наблюдается фатальная локальная гиперпродукция цитокинов, включая интерфероны- $\alpha$ , выявляемая, например, у погибших от вируса Эболы, и развивающаяся вследствие гиперреактивного типа *неспецифического* иммунного ответа. (Инфицированные моноциты/макрофаги в процессе освобождения вирусов одновременно выбрасывают в кровь такие количества провоспалительных цитокинов (ФНО (TNF), ИЛ-3, ИЛ-6 и интерферонов), что их уровень оказывается токсическим для клеток эндотелия, и всё это происходит одновременно с цитопатическим действием вирусов, что и приводит к сосудистому шоку, массовой отслойке от интимы и гибели клеток эндотелия, и последующим геморрагиям.) Поэтому смертность

от геморрагических лихорадок в первую очередь связана с нарушениями кровообращения в жизненно важных органах (лёгких, почках, головном мозгу).

\*\*\*Эндемичность патогена в Нигерии привела к распространению в популяции народа Йоруба одного из аллелей гена LARGE, обеспечивающего эффективную реакцию организма на заражение вирусом.

**Вирусные онкогены (v-onc).** Вирусные гены, функция которых связана с неопластической трансформацией эукариотических клеток. Представляют собой дериваты нормальных клеточных генов, участвующих в процессах регуляции пролиферации.

**Вирусные структуры.** Совокупность структурных образований вирусов, имеющих детальную номенклатуру. В вирусологии используются следующие понятия: 1. *Субъединица* (белковая субъединица) – полипептидная цепь с определённой третичной укладкой. 2. *Структурный элемент* (структурная единица) – одна или несколько неидентичных структурных субъединиц, которые в совокупности образуют блок ансамбля более высокого порядка, например, вирусные протеины VP1, VP2, VP3 у полиовирусов. 3. *Морфологический элемент* – выступы или кластеры, расположенные на поверхности частицы. Этот термин обычно используют для описания электронных микрофотографий. 4. *Капсид* – белковый чехол (футляр), образующий комплекс с нуклеиновой кислотой. 5. *Нуклеокапсид* – комплекс белка с нуклеиновой кислотой, представляющий собой упакованную форму генома вирусной частицы. 6. *Вирион* – целая вирусная частица (см. **Капсид (капсида), Нуклеокапсид**).

**Вирусоид.** От лат. *virus* – яд и греч. *eidōs* – сходство, вид, похожий. Небольшая инфекционная нуклеиновая кислота, упакованная в капсид другого вируса вместе с его собственным геномом.

**Вирусология.** От лат. *virus* – яд и *logos* – наука. Наука, разносторонне изучающая вирусы и заболевания, вызываемые ими.

**Вирус-помощник.** Стандартный ретровирус, имеющий полноценный набор генов *gag*, *pol* и *env*, в котором нуждаются дефектные по репликации остротрансформирующие онкогенные вирусы, потерявшие часть или все репликативные гены (прежде всего, ген *pol*), и поэтому нуждающиеся в *коинфекции* (смешанной инфекции) таких полноценных помощников (хелперов), восполняющих одну или несколько утраченных функций. Другими словами, вирус, обладающий функциями, отсутствующими у дефектного вируса.

**Вирус саркомы Рауса\* (RSV – Rous sarcoma virus).** Онкогенный ретровирус, вызывающий опухоли у кур и относящийся к группе остротрансформирующих вирусов, эффективно трансформирующий клетки *in vitro*. Из него был выделен первый вирусный онкоген\*\*, получивший название *src* (*v-src*). Вирус саркомы Рауса относится к репликационно компетентным вирусам\*\*\*, т. е. содержит полный набор

ретровирусных генов и дополнительно к ним онкоген *src* (см. **Канцерогены, Онковирусы, Ретровирусы, Саркомы**).

\*Вирус был открыт в 1909 г. (1911 г.?) американским вирусологом и патологом Френсисом Пейтоном Раусом (Francis Peyton Rous, 1879–1970), ставшим Нобелевским лауреатом в 1966 г. (в возрасте 86 лет), после того как были открыты и другие онкогенные вирусы, поражающие также и человека\*\*\*\*. В этом же году умер наш выдающийся микробиолог, вирусолог и иммунолог, автор **вирусо-генетической теории рака**, Лев Александрович Зильбер (1894–1966) (см. монографию “Вирусогенетическая теория возникновения опухолей”, 1968).

\*\*Онкоген был открыт в результате попыток выяснить различия в трансформирующих способностях сильноонкогенного вируса саркомы Рауса (размер генома около 10 т.п.н.) и слабоонкогенного вируса лейкоза птиц (ALV – *avian leukosis virus*) (размер генома около 8,5 т.п.н.).

\*\*\*Репликационно дефектным вирусам, у которых отсутствует или частично утрачен репликативный ген *pol*, для размножения требуется вспомогательный вирус (вирус-помощник).

\*\*\*\*В первую очередь следует считать инфекционным заболеванием рак шейки матки, а ответственным за него *вирус папилломы человека* (ВПЧ) (см. **Папилломавирусы**).

**Вирус трансдуцирующий.** От лат. *transductio* – *перемещение*. Вирус, захватывающий часть генома клетки-хозяина и оставляющий часть собственного генома. При новом цикле заражения переносит эту чужеродную ДНК в новую клетку-хозяина.

**Вирус Эбола.** От названия реки в Заире (ранее государство Конго), где в деревне Эбуку в 1976 г. впервые было обнаружено необычное заболевание у монахини-миссионерки (хотя вряд ли она была так называемым “нулевым пациентом”). Вирус относится к семейству *Filoviridae*\* и вызывает смертельное заболевание (Заирский штамм даже на фоне лечения даёт 90 % смертность!), относящееся к 4-ой категории особо опасных инфекций. Заражение происходит через контакт, чаще при уходе за больным человеком (поэтому Эболу называют вирусом, мстящим за братскую любовь). Заболевание характеризуется резким повышением температуры, кровохарканьем, геморрагиями в ЖКТ, кожу и другие органы\*\*, а также гнойными нарывами на теле и сепсисом. Вирус имеет нитевидную, иногда ветвящуюся или U-образную форму с варьирующей длиной (до 14000 нм) и покрыт липидсодержащей оболочкой. Геном вируса представлен однонитевой молекулой РНК с М.м.  $4,2 \times 10^6$  Да, кодирующей 5 главных вирусных полипептидов. Латентный период заболевания составляет около 3-х недель до появления первых клинических симптомов. Вирус особенно контагиозен в аэрозольной форме. В отличие от ВИЧ, вирус Эбола способен сохраняться на твёрдых поверхностях около недели. За сутки в крови человека из одной частицы вируса образуются миллиарды новых вирионов. Эпидемия лихорадки Эбола в Западной Африке (Гвинея,

Либерия, Сьерра-Леоне) 2014–2016 гг., унесшей 8000 жертв, по-видимому, закончилась, но у многих из выживших людей развился *синдром пост-Эбола*, который характеризуется проблемами со зрением, мышечными и суставными болями, неврологическими и когнитивными нарушениями, утратой аппетита и выраженной усталостью. Оказалось, что они связаны с персистенцией вируса в “укромных уголках” тела, мало доступных для клеток иммунной системы органах и тканях – глазах, яичках (вирус обнаруживали в семенной жидкости спустя год после выздоровления), возможно, матке и хрящевой ткани. К тому же, эти органы и ткани, не только сами не очень свободны для посещения иммунными клетками, но и, чтобы избежать воспаления, вызванного присутствием вируса, продуцируют иммуносупрессанты, подавляющие активность иммунной системы, что и способствует сохранению вируса. Кроме того, в инфицированных клетках вирус запускает синтез растворимых гликопротеидов, имитирующих собственные поверхностные антигены, что вводит в “заблуждение” иммунную систему, атакующую мишени-пустышки\*\*\*. На пике заболевания в 1 см<sup>3</sup> ткани больного человека насчитывается до 1 млрд. вирусных частиц. Синоним – *Заирский вирус*, а заболевание, вызываемое им – *геморрагическая лихорадка Эбола*.

\*Нитчатые вирусы, от лат. *filum* – *нить*. К этому же семейству и такой же категории опасности относится и вирус Марбург (см. **Вирусные геморрагические лихорадки, Филовирусы**). Первоисточник вируса до сих пор неизвестен, но в крови летучих мышей были обнаружены антитела против вируса и его геном.

\*\*Геморрагии вызываются особым гликопротеином вируса, убивающим клетки сосудистого эндотелия. Два других вирусных белка подавляют индукцию и активность интерферонов. Кроме того, считается, что за геморрагии ответственны инфицированные вирусом макрофаги, порождающие “*цитокиновый шторм*”, приводящий к воспалению и повреждению клеток эндотелия (см. **Цитокины**).

\*\*\*Подобные ухищрения используют конструкторы стратегических боевых ракет, несущих, кроме истинных боеголовок и боеголовки-пустышки, вводящие в заблуждение противника.

**Вирус Эпштейна-Барр (ВЭБ, EBV)**. ДНК-содержащий вирус, естественным хозяином которого является человек. ВЭБ-инфекция – одна из наиболее распространённых в мире инфекций. До 90% взрослых людей имеют персистирующие всю их жизнь IgG-антитела к вирусному мембранному антигену, что указывает на наличие предшествовавших инфекций. Вирус относится к группе покрытых оболочкой герпесвирусов, и поражает, главным образом, В-лимфоциты (т. е. является лимфотропным вирусом). Вызывает *инфекционный мононуклеоз* и *волосатую лейкоплакию*, а также ассоциируется\* с лимфомой Бёркитта и другими Т-клеточными лимфомами (см. **Герпесвирусы, Мононуклеоз, Лимфома Бёркитта**). В латентном состоянии вирус присутствует в ядре клетки, но не интегрируется в её геном.

\*Слово “ассоциация” используется для того, чтобы подчеркнуть, что ВЭБ-инфекция служит событием, подталкивающим инфицированные клетки к неконтролируемому делению, но для их трансформации требуются дополнительные события.

**Вирусы.** От лат. *virus* – *сок, слизь, вязкая жидкость, ядовитая лимфа\**. Термин, обозначающий группу мезоморфных (пограничных) микроорганизмов (см. **Мезоморфный**), способных проходить через бактериальные фильтры\*\* и неспособных к размножению вне живых клеток. (На самом деле вирусы размножают сами заражённые ими клетки, т. е. вирусы – это продукты активности клеток – активности, перенаправленной вирусным геномом, на производство вирусных частиц.) *Вирус* – минимальная по размеру биологическая единица, лишённая органоидов и функциональной мембраны (исключение составляют вирусы группы HTLV, внешняя оболочка которых образована мембраной, захваченной из клетки-хозяина), способная к самовоспроизведению только в живой клетке. Иначе, вирусы – облигатные ультраструктурные паразитические организмы, способ существования которых образно называют “жизнью займы”. Вирусы решают только одну задачу – копирование самих себя. Поскольку вирусы не способны к автономному существованию вне клеток, их статус окончательно не определён. До сих пор идут споры о том, считать ли вирусы живыми организмами, или сложными супрамолекулярными комплексами. Чаще склоняются к определению вирусов как *внутриклеточных паразитов на генетическом уровне, находящихся на границе между живой и неживой природой*. Вирусы содержат только один тип нуклеиновой кислоты (РНК или ДНК). Вне живой клетки вирус – это нуклеопротеидный комплекс (ДНКовый или РНКовый). Для воспроизводства вирусов необходима, как правило, только их собственная нуклеиновая кислота (всё остальное предоставляет клетка-хозяин, которая и порождает армии вирусных клонов). Все компоненты вируса синтезируются по отдельности, и затем собираются в зрелые частицы. Вирус (или только его нуклеиновая кислота), проникшие в живую клетку, переключают ресурсы клетки на синтез новых вирусных частиц. При исчерпании ресурсов клетки вирус запускает процесс разрушения клетки и освобождения новых вирусных частиц, заражающих другие клетки. На самом деле по воздействию на клетки вирусы можно расположить в ряд от *цитолитических* (таких как *парамиксовирусы, рабдовирусы и тогавирусы*) до вирусов, не лизирующих клетку (*ретровирусы*). В этом случае вирус не губит клетку, а встраиваясь в клеточный геном, сохраняется (персистирует), распространяясь только в дочерние клетки при делении. Вирусы животных, в отличие от бактериофагов, проникают в клетку хозяина целиком. Вирусы бактерий обладают аппаратом впрыскивания нуклеиновой кислоты в клетку (см. **Бактериофаги**). Классификация вирусов зависит от особенностей *вирионов*, способов передачи и проникновения в клетку, многообразия хозяев и характера вызываемой симптоматики. Вирусы вызывают многие

заразные заболевания, например, такие как оспа, полиомиелит, грипп, гепатит, СПИД и т. д. Некоторые вирусные инфекции обладают очень высокой степенью летальности. К ним относятся, например, тяжёлые геморрагические лихорадки (см. **Вирусные геморрагические лихорадки**). Отличительной особенностью вирусов является способность к очень быстрым генетическим изменениям. Это связано с высокой скоростью размножения и низкой точностью репликации генетического материала вирусов. В противном случае гриппом мы болели бы один раз в жизни, а от СПИДа излечивались легко. Но вирусы с лёгкостью избегают все защитные ухищрения иммунной системы и постоянно оказываются на шаг или два впереди. В результате таких особенностей вирусов человечество находится под чрезвычайно высоким эволюционным давлением со стороны вирусных инфекций, и следует ожидать пришествие новых катаклизмов!

В февральском номере ж. Science за 2018 г. (Feb. 23) отмечается, что в человеческих популяциях циркулируют 263 известных науке патогенных вирусов, что составляет значительно меньше 0,1 % от общего количества существующих в природе потенциально опасных для человека вирусов, резервуарами которых могут быть различные животные и птицы (см. **Зоонозы, Проект “Виром”**).

\*Учёные XIX века, находясь долгое время в плену определённых представлений о телесных жидкостях (см. **Гуморальный**), ещё до того, как были разработаны бактериологические методы, все инфекционные агенты называли *вирусами*, а сами вирусы считали ядовитыми жидкостями (жидким заразным началом!), выступающими в роли невидимых в микроскоп патогенных агентов, откуда и произошло их название, которое было придумано в 1889 г. датским ботаником и микробиологом Мартином Виллемом Бейеринком (Beyerinck M. W., 1851–1931). Отсюда же возникло и понятие *вирулентность* (буквально, ядовитость) – степень болезнетворности микроорганизмов (бактерий и вирусов). Позднее, благодаря работам Коха, который впервые использовал технику чистых бактериальных культур, появилась возможность выделить бактерии – возбудители многих инфекционных заболеваний.

\*\*За некоторым исключением (см. **“Древние” вирусы**). По определению русского ботаника и физиолога растений Дмитрия Иосифовича Ивановского (1864–1920), вирус – это “фильтрующийся агент”. К такому выводу он пришёл, занимаясь поиском возбудителя заболевания растений табака, называющегося *табачной мозаикой*, и в 1892 г. обнаружил, что патогенный агент свободно проходит через фарфоровые бактериальные фильтры (свечи Шамберлана), и на основании этого факта сделал вывод, что заболевание имеет не бактериальный характер. Ивановский получил известность после того, как в 1898 г. нидерландский ботаник и микробиолог Мартин Виллем Бейеринк (1851–1931) подтвердил его наблюдения. Только после того, как появились представления о фильтрующихся агентах, обладающих инфекционными

началами, начали подразделять бактериальные и не бактериальные инфекционные заболевания. В настоящее время вирусы определяют как внеклеточные формы жизни, способные размножаться только в клетках, используя их биосинтетический аппарат (отсюда вирусы – это облигатные внутриклеточные паразиты).

**Вирусы онколитические.** От греч. *onkos* – *вздутие, опухоль* и *lysis* – *растворение*. Вирусы, обладающие повышенной агрессивностью (вирулентностью) против раковых клеток. К ним относятся, прежде всего, генетически модифицированные вирусы, разрушающие преимущественно (целенаправленно) опухолевые клетки. В 2013 г. на заседании Американского общества клинической онкологии были представлены обнадеживающие данные по применению вирусного препарата *T-Vec\**, созданного на основе вируса простого герпеса, при лечении некоторых форм меланомы. Вирус, кроме литической активности против опухолевых клеток, обладает способностью усиливать активность иммунной системы, поскольку содержит ген, кодирующий гранулоцитарно-макрофагальный колоние-стимулирующий фактор роста GM-CSF. С подобной целью, например, для лечения рака печени используются также специально сконструированные вирусы везикулярного стоматита (VSV), которые размножаются только в клетках, лишившихся способности продуцировать *интерфероны* (эта особенность часто характерна именно для раковых клеток).

\*От названия модифицированного вируса герпеса *talimogene laherparepvec*; сам препарат называется “Imlygic”.

**Вирусы парагриппа.** От греч. *para* – *около* и *grippn.* Вирусы из группы парамиксовирусов (вирусы парагриппа 1, 2, 3, 4 и 5 типов), вызывающие у детей простудный катар и заболевание, напоминающее грипп. В отличие от вирусов гриппа не обладают способностью к *гемагглютинации*, но с эритроцитами морской свинки способны к *гемадсорбции* (см. **Парамиксовирусы**).

**Вирусы-сателлиты.** От лат. *satellitium* – *охрана, телохранитель, эскорт*. Представляют собой крайнюю форму паразитизма. Эти вирусы паразитируют на генных продуктах, синтезированных другими, обычно не родственными им вирусами (вирусами-помощниками). Вирусы-сателлиты дефектны, но их геном не имеет гомологии с геномом вируса-помощника. Примером такого вируса является сателлит вируса некроза табака (STNV), кодирующий единственный протеин.

**Вируцид.** От лат. *virus* – *яд* и *caedo (cido)* – *убивать*. Агент (вещество), инактивирующее вирусы.

**Вискен.**  $\beta$ -Адреноблокатор, вызывающий блокаду аденилатциклазного механизма синтеза цАМФ в клетке. Синоним – *пиндолол (Pindolol)*.

**Висцеральная жировая ткань.** От лат. *viscera* – *внутренности*. Жировая ткань, располагающаяся вокруг внутренних органов. Очень хорошо васкуляризирована и чувствительна к липолитическому действию

катехоламинов. При избыточном отложении (абдоминальном ожирении), характерном для метаболического синдрома, способствует накоплению триглицеридов в печени (её жировой дистрофии). Вовлечена в развитие многих заболеваний, начиная от артериальной гипертензии, ишемической болезни сердца, гиперхолестеринемии и кончая почечной дисфункцией и гастроэзофагальной рефлюксной болезнью (см. **Абдоминальный, Метаболический синдром, Рефлюкс**).

**Висцеральный.** От лат. *viscera* – *внутренности, потроха* < *visceris* (*viscus*) – *мясо*. Относящийся к внутренностям. Например, *висцеральные органы, висцеральные ветви аорты, висцеральные афференты*.

**Витализм.** От лат. *vitalis* – *относящийся к жизни, жизненный* < *vita* – *жизнь*. Дозволюционное учение, согласно которому развитие органического мира происходит под водительством особой жизненной силы – “*vis vitalis*”. В начале XIX века оно уступило место механистической теории жизненных явлений, согласно которой жизнь объясняли сложнейшим сочетанием физико-химических процессов, основанных на различных формах движения молекул. Однако механистические воззрения не позволяли объяснять явления наследственности, развитие организма из яйца, психические функции и сознание, что привело к появлению направления исследований, известного как *неовитализм* (его сторонниками были Вирхов, Бунге, Риндфлейш, Рейнке, Коржинский, Бородин и др.). Витализм в настоящее время интересен только в историческом аспекте.

**Витальный.** От англ. *vital* < лат. *vitalis* – *относящийся к жизни, жизненный*. Жизнеспособный, жизненный, прижизненный (например, *витальный краситель* – краситель, окрашивающий живые клетки (клеточные структуры)).

**Витамины\***. От лат. *vita* – *жизнь*. Буквально, “*витальные амины*”. Сложные низкомолекулярные биоорганические соединения, необходимые в малых количествах многим *гетеротрофным организмам* для нормального протекания обменных (ферментативных) процессов (см. **Апофермент**). Витамины подразделяют на две группы: 1. *Водорастворимые витамины* (группа В), в которую входят: *п-аминобензойная кислота, биотин (В<sub>7</sub>), холин, фолиевая кислота (В<sub>9</sub>), никотиновая кислота (В<sub>3</sub>), пантотеновая кислота (В<sub>5</sub>), пиридоксаль (пиридоксальфосфат) (В<sub>6</sub>), рибофлавин (В<sub>2</sub>) и тиамин (В<sub>1</sub>)*. 2. *Жирорастворимые витамины*: *токоферол (эгевит), ретинол (витамин А), витамины D<sub>2</sub> (эргокальциферол) и D<sub>3</sub> (холекальциферол)*. Следует заметить, что не все из известных витаминов являются таковыми для животных, например, в организме мыши синтезируется аскорбиновая кислота. Последние данные указывают на то, что витамином для человека может служить ацетилсалициловая кислота (аспирин). Очень меткое определение витаминов дал академик В. А. Энгельгардт: “*Витамины – это вещества, которые проявляют себя не своим присутствием, а своим отсутствием в организме*”. Оно характеризует парадоксальную особенность витаминов

для организма человека. При полном отсутствии в пище человека одного или нескольких витаминов у него развивается *авитаминоз*, а относительный их недостаток вызывает состояние, называемое *гиповитаминозом*. И последнее: согласно современным представлениям, витамины, принимаемые как пищевые добавки, следует считать лекарствами, поскольку ими можно и навредить!

Отсутствие способности у человеческого организма к синтезу витаминов, по-видимому, эволюционно связано с очень разнообразным характером питания (эврифагией) людей в прошлом, в результате чего постепенно отпала необходимость синтеза этих важных веществ.

**Происхождение названий витаминов.** 1. Витамин А, или ретинол получил своё название от лат. названия сетчатки глаза – “ретины”, поскольку улучшает сумеречное зрение (избавляет от “куриной слепоты”). 2. Витамин Р (комплекс полифенолов, его особенно много в черноплодной рябине и вишне) своё название получил от английского слова permeability – *проницаемость*, поскольку регулирует проницаемость сосудов. 3. Витамин РР (никотинамид), или **противопелагранный**. 4. Витамин Вс (фолиевая кислота) получил своё название от лат. folium – *лист*, поскольку был выделен из листьев (его много в листовой зелени, а особенно в землянике). 5. Витамин D (противорахитический) имеет современное название *кальцитриол* (раньше назывался *кальциферол*). **Следует отметить: данные обзора, опубликованного в 2018 г в *Journal of the American College of Cardiology*, показывают полную неэффективность приёма наиболее популярных мультивитаминных и минеральных комплексов в профилактике сердечно-сосудистых заболеваний и преждевременной смерти!**

\*В борьбе против цинги первым стал использовать лимоны шотландский корабельный врач Джон Ленд. Становление и развитие учения о витаминах связано с именем русского исследователя Николая Ивановича Лунина (Дерптский университет), который в 1880 г. открыл новую страницу в науке о питании. Однако основоположником учения о витаминах считается польский биохимик Казимир (правильно Казимеж) Функ (1884–1967), который в 1911 г. выделил из рисовых отрубей вещество, излечивающее от болезни *бери-бери* (тяжелейший полиневрит), и назвал его *витамином*. Название оказалось далеко не точным, поскольку к группе аминов относится только первый из открытых витаминов – тиамин, или витамин В<sub>1</sub>. Однако это название было красивым по звучанию и постепенно прижилось.

**Витаукт.** От дат. vita – *жизнь* и aucto – *непрерывно увеличивать, обогащать*. Процесс, стабилизирующий жизнеспособность организма, своеобразное “антистарение”. Возрастное развитие организма – это результат единства двух биологических процессов – старения и *витаукта*.

**Вителлин.** От лат. vitellus – *желток* (англ. yolk). Белок (фосфолипопротеин), содержащийся в желтке яиц (в желточных гранулах,

которые также называют *желточными пластинками*). Синоним – *липовителлин* (содержит около 17 % липидов). У амфибий и у птиц в желтке присутствует также белок *фосвитин*, у которого почти половина аминокислотных остатков представлена фосфорилированным серином.

Желток служит запасом пищи для зародыша и представляет собой гетерогенную смесь жировых капель, гранул и телец (обычно пигментированных), окружённых мембраной. Желток занимает определённые районы внутри яйца и имеет свою внутреннюю организацию. Гены, кодирующие желток, есть и у человека, но они не работают (относятся к группе дефектных, или выключенных генов).

**Вителлогенез.** От лат. *vitellus* – *желток* и *genap* – *порождать*. Процесс желткообразования в ооцитах, происходящий в фазе их быстрого роста (процесс синтеза гранул, содержащих вителлогенины) (см. **Алиментарный овогенез, Солитарный овогенез**).

**Вителлогенины.** От лат. *vitellus* – *желток*, *genap* – *порождать* и греч. *protein* – *белок*. Белки (фосфолиппротеины), входящие в состав яичного желтка, или по-другому, белки желточных гранул, синтезирующиеся в различных органах и тканях\* организма птиц и рептилий, и попадающие с током крови в яичники, где захватываются специальными мембранными рецепторами ооцитов (специфический эндоцитоз). У насекомых *вителлогенины* синтезируются в *жировом теле* и поступают через гемолимфу в яичники (овариолы). Эти белки часто называют “сывороточными фосфолиппротеидами” (см. **Алиментарный овогенез, Овариолы**). За синтез вителлогенинов отвечают три гена, которые у всех млекопитающих не работают, поскольку они псевдогенизированы (см. **Псевдогены**). У яйцекладущих однопроходных, таких как утконос и ехидна, сохранил свою активность только один ген.

\*У птиц и рептилий *вителлогенины* синтезируются в печени в ответ на воздействие гипофизарного гонадотропина.

**Вителлофаги.** От лат. *vitellus* – *желток* и греч. *phagos* – *пожирать*. Особый тип клеток, возникающих из ядер дробления у насекомых (так называемые *первичные вителлофаги*\*) и представляющих собой своеобразных пособников, помогающих в усвоении зародышем желточных запасов (желтка). Однако на этом функция вителлофагов не ограничивается. В ряде случаев выделение вителлофагов связано с сокращением чрезмерного количества ядер дробления, поскольку первичные вителлофаги дегенерируют, например, у падальных мух *Calliphora*.

\*Популяция первичных вителлофагов может пополняться вторичными вителлофагами, возникающими при возвращении обратно в желток ядер, достигших периферии яйца. В некоторых случаях формируются и третичные вителлофаги, например, у пчёл.

**Вителлярый.** От лат. *vitellus* – *желток*. Анатомическая структура гонад (овариол) у многих насекомых, в которой происходит синтез яичного желтка и созревание яиц. Вителлярый представляет собой полость,

отделённую от гермария оболочкой (туникой), в которой располагаются фолликулы, содержащие ооциты, находящиеся на разных стадиях созревания (оогенеза). У некоторых паразитических и живородящих представителей *Oligoneoptera* вителлярый овариол редуцирован или вообще отсутствует и их яйца не содержат желтка.

**Витиация.** От лат. vitium (vitio) – *порок, недостаток, порча*. Изменения, не дающие пользы или снижающие эффективность.

**Витилиго.** От лат. vitiligo – *лишай* (“накожная болезнь”) < vitium – *порок, недостаток, изъян* или vitio – *порча*. Депигментация участков кожи (а также волос и сетчатки глаз) различной формы и размеров в виде молочно-белых пятен с чётко очерченными границами, расположенных на отдельных участках тела, часто симметрично. Состояние обусловлено отсутствием в коже пигмента *меланина*. Синонимы – *лейкодерма, пегость* кожи, в древности – *песь*.

**Витрификация.** От англ. vitrification – *превращение в стекло* (стекловидное вещество, тело). Процесс гиалинизации хряща (превращение в гиалин) (см. **Гиалин**).

**Витронектин.** От лат. vitrum – *стекло* и necto (necti) – *связывать, сплетать*. Мультифункциональный белок внеклеточного матрикса. Циркулирует в крови и принимает участие в процессах свёртывания крови.

**ВИЧ.** Акроним, образованный от понятия “вирус иммунодефицита человека”. Инфекционный агент\*, который может привести к развитию *синдрома приобретённого иммунодефицита* человека (СПИДа) – заболевания для которого отсутствуют случаи самоизлечения и ирадикации вируса, что свидетельствует о недостаточной силе против ВИЧ всех защитных механизмов человека вместе взятых. ВИЧ относится к РНК-содержащим вирусам (ретровирусам) семейства *лентивирусов* и демонстрирует чрезвычайно высокую генетическую изменчивость, обусловленную не только лёгким возникновением мутаций, но и генетическими рекомбинациями между различными субтипами вируса (см. **Лентивирусы**). Известны две таксономические формы вируса: ВИЧ-1 и ВИЧ-2 с различными субтипами и серотипами внутри, отличающимися по биологическим свойствам, таким как скорость репродукции, синцитиеобразующая активность (слияние клеток и образование синцитиев)\*\* и уровень цитопатогенности (цитодеструктивности). Вирус поражает преимущественно Т-лимфоциты, несущие CD4-рецепторы (первичные рецепторы для ВИЧ) и цитокиновые CCR5 корецепторы, необходимые для прикрепления и проникновения вируса в клетки (так называемые CD4 Т-клетки, к которым и относятся Т-хелперы и некоторые другие клетки) (см. **Хелперы, Интегрины**). Проникновение вируса в клетки обеспечивает вирусный оболочечный рецепторосвязывающий белок gp120\*\*\*, который “садится” на CD4-рецептор, в результате чего на вирусе обнажаются участки для связывания с корецетором CCR5, и только после этого вирусная оболочка сливается с плазматической мембраной\*\*\*\*. Количество циркулирующих

Т-хелперов у человека, инфицированного ВИЧ, является прогностическим признаком. Отличительная особенность поведения Т-хелперов при инфекции ВИЧ заключается в том, что они, получив сигнал к борьбе с инфекцией, вместо борьбы начинают воспроизводить вирусные частицы, которые, в конце концов, убивают эти ключевые регуляторные клетки, лишая иммунную систему способности противостоять и любой другой инфекции. К сожалению, в терапии СПИДа за 25 лет не удалось получить существенных результатов. ВИЧ не только уничтожает иммунные клетки, но и может проникать и персистировать в клетках ЦНС, клетках кишечника, печени и других тканей. Терапевтические медикаментозные “коктейли”, под названием HAART (от *highly active antiretroviral therapy* – высокоактивная противовирусная терапия) позволяют снизить титр вирусных частиц в крови до уровня, при котором риск передачи становится небольшим. Недавно наметились новые перспективные подходы в лечении ВИЧ путём конструирования ВИЧ-резистентных клеток Т-хелперов, у которых прецизионно удаляется участок гена, кодирующего CCR5-корцепторы (наподобие природной мутации, характерной для некоторых евроазиатских популяций, приводящей к некоторой резистентности против ВИЧ)\*\*\*\*. Были также получены десятки нейтрализующих антител широкого спектра действия (bNAbs), активных даже при низких дозах. В 2015 г. был создан искусственный белок (eCD4-Ig), способный захватывать как в ловушку и нейтрализовать вирус иммунодефицита человека. Этот белок представляет собой комбинацию куска белка CD4 с небольшим участком белка CCR5, и эта конструкция прикреплена к участку антитела. Такой химерный белок-ловушка в экспериментах *in vitro* превосходил все известные нейтрализующие антитела по эффективности элиминации вируса. В то же время в экспериментах на макаках, заражённых большими дозами обезьяньей версии вируса иммунодефицита, получавших также вирусные векторы, несущие экспрессирующиеся химерные гены, кодирующие белок eCD4-Ig, продемонстрирована 100 %-я выживаемость животных, тогда как в контрольной группе не выжило ни одно животное (см. **Синдром приобретённого иммунодефицита**).

То, что ВИЧ – причина СПИДа в настоящее время оспаривается некоторыми учёными, в том числе и Робертом Гало.

Следует также отметить, что ослабленный вирус иммунодефицита человека рассматривается как перспективный кандидат для конструирования генно-инженерных терапевтических векторов. Обезвреженный ВИЧ пригоден для переноса сразу нескольких целевых генов. Достоинством вируса является то, что он не активирует онкогены и не вызывает иммунной реакции (см. **Аденовирусы**).

\*Вирус иммунодефицита человека на воздухе погибает за 20–30 секунд. Существуют также данные, говорящие о том, что циркумцизия (обрезание) снижает риск инфицирования на 60 %. Так в некоторых Африканских странах за счёт распространения мужского обрезания

удалось снизить в 3–4 раза заражаемость ВИЧ (см. **Циркумцизия**). Оказалось, что в коже крайней плоти есть специальные рецепторы, которые участвуют в трафике вируса иммунодефицита в организм. В 2016 г. подобный рецептор был обнаружен и в слизистой оболочке полости рта, что поднимает снова вопрос об оральной трансмиссии ВИЧ и об опасности его передачи со слюной.

За обнаружение и описание вируса иммунодефицита человека в 2008 г. была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине французским учёным Люку Монтанье и Франсуазу Барре-Синусси.

**\*\***В результате взаимодействия CD4-рецептора с gp120-белком происходит лавинообразное слипание заражённых вирусом клеток со здоровыми клетками и образование патологических синцитиев (соклетий) (см. **Хитозан**).

**\*\*\***Образуется из поверхностного вирусного гликопротеина gp160, который расщепляется *клеточными протеиназами* на белок gp120 и трансмембранный гликопротеин gp41, N-концевой фрагмент которого осуществляет вирус-индуцированное слияние (фузию) мембран.

**\*\*\*\***Вирус-индуцированное слияние мембран с помощью *гликопротеинов слияния* (F-белков (пептидов) вирусов) – универсальный механизм проникновения в клетки геномов РНК-вирусов, имеющих липопротеиновую оболочку.

**\*\*\*\*\***Делеция в гене CCR5 обеспечивает один из механизмов устойчивости к передаче ВИЧ половым путём. Среди поморов выявлено 2,5 % людей не чувствительных к ВИЧ, а среди представителей европейской популяции таких только около 1 %. Эта мутация также встречается среди финноугорских народов и у якутов.

**В-клетки.** От англ. bone – *кость*. Лимфоциты, название которым дано из-за того, что их образование идёт преимущественно в костном кроветворном мозгу\*. Это лимфоциты, которые продуцируют антитела\*\* (лимфоциты, превращающиеся в плазмоциты). Подразделяются на *В-клетки “памяти”* и *В-клетки “наивные”* (“*наивные*” *лимфоциты*), т. е. клетки, ещё не имевшие контакта с антигенами. Синоним – *В-лимфоциты*.

\*Второй вариант: от позднелат. bursa – *сумка* (их созревание и “воспитание” протекает в лимфатических узлах).

**\*\***В-лимфоциты способны производить около одного квадриллиона! (тысяча триллионов,  $10^{15}$ ) различных по форме антител (см. **Соматическое гипермутирование, Соматическая рекомбинация**).

**В-клетки памяти.** Лимфоциты, имевшие контакт с определёнными антигенами и предназначенные на всякий случай (про запас) для “долгой жизни” (клетки, персистирующие в иммунной системе и находящиеся в режиме ожидания). Эти клетки способны в ходе повторного инфицирования и повторного иммунного ответа к быстрой продукции антител, которые обладают более высокой аффинностью, чем антитела, продуцируемые “наивными” В-клетками. Отсюда можно заключить, что

иммунная система, подобно нервной системе, способна к своеобразному “обучению”.

**В-клеточные рецепторы.** Рецепторы к антигенам, локализованные на поверхности В-лимфоцитов. Состоят из мембраносвязывающего глобулина, присоединённого к Iga- и Igb-цепям.

**Внехромосомные ДНК бактерий.** Обособленные кольцевые молекулы ДНК, обладающие способностью к автономной репликации внутри бактериальной клетки. Обычно несут гены, обеспечивающие собственную репликацию, а также не редко гены, обеспечивающие адаптивный рост бактерии в определённых условиях.

Синоним – *внехромосомный геном бактерий*.

**Внутренний фактор.** От англ. *intrinsic factor*. Гликопротеид желудочного сока, связывающий и защищающий от разрушения *цианокобаламин* (витамин В<sub>12</sub>), который называется также “внешним фактором”. При недостатке “внутреннего фактора” развивается тяжёлая форма анемии – *пернициозная* (мегалобластическая) анемия.

**Внутренняя клеточная масса (ВКМ).** Термин используется для обозначения скопления клеток у одного из полюсов бластоцисты (внутри *бластоцеля* под трофобластом, иначе, в полости бластодермического пузырька) у млекопитающих. Формирование ВКМ начинается ещё до имплантации зародыша в подготовленный эндометрий матки с последующим разделением на *эпибласт* (примитивная эмбриональная эктодерма) и *гипобласт* (примитивная экстраэмбриональная эктодерма). Клетки ВКМ в процессе эмбриогенеза образуют сам зародыш, а также *провизорные\** органы – амнион, аллантоис, желточный мешок\*\*. В области клеточных технологий ВКМ – основной источник *эмбриональных стволовых клеток* (ES-клеток, ESCs), обладающих свойством *тотипотентности*. Синонимы – *зародышевый узелок*, *эмбриобласт* (эмбриональный росток) (см. **Стволовые эмбриональные клетки**).

\*От лат. *provisor* – *заботящийся* (в данном контексте *вспомогательные органы*).

\*\*Желточный мешок у плацентарных млекопитающих, включая человека, – это придаточный эмбриональный орган, являющийся своеобразным рудиментом, отражающим эволюционную память об яичном желтке рептилий. Представляет собой наполненную жидкостью полость, присоединённую к кишечнику зародыша (см. **Вителлогенины**).

**Воблинг-гипотеза.** От англ. *wobble* – *качание*. Гипотеза, объясняющая каким образом тРНК способны узнавать больше одного кодона, взаимодействуя нестандартным образом с третьим основанием в кодоне. Синоним – *гипотеза “качелей”*.

**Возвратная эволюция.** Термин, обозначающий случаи утери сложного признака с последующим его восстановлением. Так обнаружены крылатые виды палочников, которые произошли от бескрылых форм, в свою очередь, имевших когда-то крылья. Появление крыльев

не случайно, поскольку гены, детерминирующие крылья, находились в репрессированном состоянии и ждали того момента, когда полёт станет более благоприятным признаком, чем высокая плодовитость, характерная для бескрылых форм.

**Возвратное скрещивание.** Скрещивание гибрида с одной из родительских форм, несущих данную пару аллелей в гомозиготном состоянии. Наибольший интерес представляет скрещивание  $aa \times Aa$  (обычно скрещивание рецессивной гомозиготы с линией неизвестного генотипа). В этом случае рецессивная гомозигота  $aa$  образует только один тип гамет, что позволяет проявиться любой из аллелей гибрида  $F_1$  в  $F_2$  (“возвратном поколении”). По характеру расщепления в  $F_2$  можно проанализировать генотип  $F_1$ . Такое скрещивание называется *анализирующим возвратным скрещиванием*. При этом фенотип потомства определяется только хромосомами родителя с неизвестным генотипом. Синоним – *беккросс*.

**Волосяные фолликулы.** От лат. *folliculus* – *небольшой мешочек* < *follis* – *мошна, кожаный мешок*. Образования, лежащие в глубине кожи в дермальном слое, из которых растут волосы. Фолликулы проходят определённый цикл развития, состоящий из трёх стадий: *анагена* (роста), *катагена* (упадка) и *телогена* (покоя). Анаген связан с размножением эпителиальных клеток матрикса, находящихся в луковице фолликула (его *базе*), что приводит к выработке волосяного материала и роста волоса. Поскольку стадия анагена для разных фолликулов длится различное время, постольку и волосы вырастают разной длины. На стадии катагена эпителиальные клетки, формирующие волос, отмирают, и фолликул переходит в стадию покоя (телогена), в которой может находиться в течение нескольких недель или месяцев. В конце телогена *in norme* из унипотентных стволовых клеток эпидермиса формируется новый фолликул (путём врастания эпителиального влагалища в слой дермы), а старый волос выпадает, и начинает расти новый.

**Волчанка (*Lupus vulgaris*\*).** Хроническое аутоиммунное заболевание, связанное с нарушениями системы “самоузнавания” организма; при волчанке атаке подвергаются буквально все клетки тела (см. **Воспаление**). Клинически волчанка проявляется как болезнь кожи и подкожной жировой клетчатки, выражающаяся в образовании в соединительнотканном слое кожи мелких узелков, клетки которых подвергаются распаду. Считается, что в основе патогенеза волчанки лежит неспособность организма освобождаться от апоптотических клеток\*\*, в результате чего начинают вырабатываться аутоантитела ко многим внутриклеточным антигенам, вплоть до ядерных белков и ДНК. Перспективной мишенью для лечения волчанки является одна из тирозиновых киназ (*Sik*-киназа), к которой учёными НИЦ “Курчатовский институт” в Москве уже подобраны несколько эффективных ингибиторов. Синоним – *системная красная волчанка (SLE)*.

\*Волчанка обыкновенная, которая впервые была описана в 1828 г. французским дерматологом Лораном Биетом.

\*\*Диагностическим признаком заболевания служит присутствие в крови апоптотических клеток – так называемых тел LE (*Lupus erythematosus*).

**Волчья пасть.** Патология внутриутробного развития, приводящая к незаращению твёрдого нёба.

**Вольбахия (Wolbachia\*).** Родовое название довольно крупной по размеру паразитической (симбиотической?) бактерии, обитающей в организме членистоногих и беспозвоночных. Вольбахия играет важную роль в репродукции некоторых видов насекомых. Бактерия способна заражать более 60 % всех видов насекомых\*\* и может влиять на соотношение полов в популяциях, поражая кладку яиц своего хозяина и передаваясь при этом по наследству (например, у божьих коровок разных видов *Coccinellidae* бактерия убивает половину зародышей самцов). Бактерия также способна и к другим удивительным воздействиям на организм своих хозяев. Так у мокриц она превращает самцов в самок. Интересно отметить, что вольбахии способны подавлять репликацию вируса лихорадки денге в организме жёлтолихорадочных комаров (*Aedes aegypti*)\*\*\*. Поэтому в настоящее время искусственное заражение диких комаров вольбахией считается перспективным способом борьбы с лихорадкой денге, против которой нет других эффективных методов борьбы (см. **Вирус Денге**).

\*Впервые бактерия была обнаружена и описана в 1924 г. при изучении обыкновенных комаров (различные виды комаров – самые смертоносные существа на Земле). Геном бактерии был случайно расшифрован в рамках проекта по секвенированию генома *Onchocerca volvulus* (см. **Онхоцеркоз**).

\*\*Может считаться самым распространённым паразитом из всех известных на земном шаре.

\*\*\*Обнаружено также, что бактерия подпвляет размножение в организме плодовых мушек смертельного вируса *C* дрозофилы.

**Вольвенты.** От лат. *volvo* – *катить, вертеть, вращать* и *ventus* (*ventilo*) – *размахивать, колыхать, шевелить, приводить в смятение*. Тип стрекательных клеток у гидры.

**Волютин.** От лат. *voluta* – *свиток, завиток, закрученный спиралью* (англ. *a scroll*). Цитоплазматические включения в виде гранул, имеющие спирально закрученную (свёрнутую) форму. Представляют собой метахроматические зёрна внутриклеточного резерва фосфатов (запасного полифосфата), характерные для некоторых микроорганизмов. Встречаются у бактериоидов. Впервые были описаны у бактерий *Spirillum volutans*.

**Волярный.** От лат. *vola* – *ладонная* или *подошвенная* поверхность. Относящийся к подошвенной или ладонной поверхности.

**Вомероназальный орган.** От лат. *vomer* (*vomeris*) – *сошник, лемех* и *nasalis* – *носовой*. Орган полового обоняния у наземных позвоночных

(земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих, особенно развит у хищников). Чаще присутствует в виде эмбрионального зачатка. У мышей – это небольшой закрытый со всех сторон мешочек, располагающийся в стенке полости носа. У человека, узконосых обезьян и рукокрылых отсутствует (точнее не развивается до конца). Орган представляет собой скопление в носу специальных рецепторов, которые воспринимают половые запахи, т. е. запахи противоположного пола, к которым относятся феромоны и телергоны, и посылают сигналы в мозг (лимбическую систему\*), запуская адекватное половое поведение\*\* (см. **Феромоны половые**). Термин произведён от названия плоской кости трапецевидной формы (сошника), образующей заднюю часть перегородки носа. Синонимы – *сошниково-носовой орган* и *Якобсонов орган*\*\*\*.

\*Лимбическая система – комплекс древних нервных центров, присутствующих уже у рептилий.

\*\*Этот сенсорный орган наиболее хорошо изучен у мышей. Гарвардскими учёными показано, что у мышей он определяет различия в характере полового поведения самок и самцов.

\*\*\*По имени датского анатома и физиолога Людвиг Якобсона (L. Jacobson, 1783–1843), открывшего этот орган в 1811 г.

**Ворвань.** Подкожный полужидкий жир у морских млекопитающих, не выходящих на сушу\*, например, китов. Обеспечивает эффективную теплоизоляцию и может достигать значительной толщины (более 1 м у синего кита). У усатых китов ворвань, располагающаяся от морды до пупка, имеет складчатое строение, в результате чего способна к растягиванию при заборе китом очень больших объёмов воды (синий кит за один раз может набрать до 80 м<sup>3</sup> воды).

В 2012 г. канадские зоологи обнаружили у синего кита новый сенсорный орган, расположенный между двумя частями подвижной нижней челюсти, по размеру напоминающий грейпфрут и обильно оплетённый нейроваскулярной тканью\*\*. Учёные предполагают, что орган служит для координации процесса забора в ротовую полость большого количества воды и улавливания в ней плотности планктона.

\*По словарю В. И. Даля *ворвань* – жидкий жир не только кита, но и белухи, тюленя, моржа и дельфина, а на Каспии также добывавшийся *перегнойкою* частичковой (чёрной) рыбы.

\*\*Орган обильно снабжается кровью и хорошо иннервирован (обеспечен нервными окончаниями).

**Воспаление.** Нормальный\* комплекс ответных реакций организма на инфекцию или повреждение (травмы) тканей, необходимый для восстановления статус кво, и зависящий от активации врождённого иммунитета (врождённый иммунитет и организует воспаление!) (см. **Иммунитет врождённый**). Воспаление характеризуется повышенной проницаемостью кровеносных сосудов и отёчностью тканей (тетрадой Парацельса: *tumor, ruber, calor, dolor* – *опухлость, покраснение, жар и боль*), а также скоплением в месте инфекции или месте повреждения

фагоцитов, лейкоцитов и лимфоцитов, обладающих функциями “клеток воспаления”. Повышение проницаемости сосудов обеспечивается *гистамином, лейкотриенами, простагландинами и компонентами комплемента C3a и C5a*. *Брадикинин* отвечает за боль. С помощью *хемокинов*, выделяемых тканевыми клетками в зоне воспаления, к очагу воспаления привлекаются нейтрофилы и макрофаги. Макрофаги продуцируют *провоспалительные цитокины* – фактор некроза опухолей (ФНО), интерлейкин-1 (ИЛ-1) интерлейкин-6 (ИЛ-6)\*\* (последний продуцируют и другие клетки, например, фибробласты) (см. **Белки острой фазы, Клетки воспаления, С-реактивный белок (CRP), Хемокины, Некроз**). Обнаружена связь процессов пролиферации клеток и воспаления, что наводит на мысль о возможном пусковом механизме опухолевого роста при хронических воспалительных процессах (см. **Факторы некроза опухолей (ФНО- $\alpha$  (TNF- $\alpha$ ) и ФНО- $\beta$  (TNF- $\beta$ ))**). Воспалительные реакции – это реакции, направленные, прежде всего, на борьбу с инфекциями, включая вирусные инфекции. Воспаление – процесс, присущий высшим организмам. Долгое время воспаление считали только защитным механизмом, мобилизующим иммунную систему. Однако последние исследования показывают, что длительное воспаление является предшественником и спутником тяжёлых заболеваний, в том числе таких, как рак и нейродегенеративные заболевания, например, болезнь Альцгеймера (см. **Болезнь Альцгеймера**). Воспаление может также инициировать аутоиммунный процесс, при котором иммунная система атакует здоровые клетки собственного организма. Недавно было обнаружено, что очень редкая мутация (встречается приблизительно у одного из 10-ти млн. человек), затрагивающая ген *ISG15*, позволяет носителям этой мутации успешно противостоять почти любым вирусным инфекциям\*\*\*! Эта мутация приводит к блокированию функции, которая направлена на подавление воспалительного процесса. Поскольку именно быстрые воспалительные реакции, к тому же запускающие иммунные реакции, помогают организму противостоять вирусной инфекции ещё до того, она “наберёт силу”, постольку выключение гена, способствующего их торможению и позволяет успешно бороться с инфекцией. Так что, с одной стороны, быстро возникающее воспаление – это хорошо, так как оно выступает в качестве барьера на пути инфекции, а, с другой, длительное воспаление – это очень плохо, и оно должно быть вовремя подавлено.

\*При этом не следует забывать, что повторяющееся и хроническое воспаление – главный фактор многих дегенеративных процессов и заболеваний, а также индуктор опухолевого перерождения тканей.

\*\*Основной индуктор острой фазы воспаления.

\*\*\*Есть и отрицательные стороны этой мутации, а именно, у таких людей случаются судорожные припадки и волчанкоподобные аутоиммунные реакции (см. **Волчанка (Lupus vulgaris)**).

**Воспринимающий бугорок.** Небольшая псевдоподия, которую часто выпускает навстречу сперматозоиду яйцеклетка и на поверхности которой под действием гиногамона II происходит прочное закрепление сперматозоида.

**Время генерации.** От лат. *generatio* – *рождение, возникновение*. Термин для обозначения периода времени, необходимого для удвоения числа клеток в популяции. С этим понятием связано понятие продолжительности жизни клетки, за которую принимают время, протекающее от момента появления клетки в результате митоза до её исчезновения в результате нового митоза, или вследствие разрушения, приводящего к гибели.

**Вставка.** Дополнительный фрагмент ДНК, введённый в исходную молекулу с помощью методов генной инженерии. Синоним – *инсерция* (от англ. *insertion*) (см. **Инсерция**).

**Вторичные мессенджеры.** От англ. *messenger* – *посыльный, курьер, вестник*. Малые молекулы-посредники, попадающие в цитозоль в результате действия внеклеточных сигналов на соответствующие рецепторы. Вторичные мессенджеры образуются вследствие активации рецепторов факторами роста, гормонами или другими регуляторными молекулами. Наиболее известным “посредником” является *циклический аденозинмонофосфат* (цАМФ, в англоязычной литературе cAMP), образующийся из АТФ под действием активированной гормон-рецепторным комплексом *аденилатциклазы*, которая катализирует дефосфорилирование АТФ и превращение его в цАМФ. К числу других внутриклеточных посредников относятся *цГМФ, кальмодулин, фосфоинозитол* (инозитолфосфат), *диацилглицерол* и ионы кальция ( $Ca^{2+}$ ). Синоним – *вторичный посредник (second messenger)*.

**Вторичный метаболизм.** Термин для обозначения химической дифференцировки у микроорганизмов (бактерий), который рассматривают как производный по отношению к основному метаболизму (см. **Метаболизм**). Продукты вторичного метаболизма называются *вторичными метаболитами*, или *идиолитами*. Название *вторичные метаболиты* означает то, что данные соединения не участвуют в вегетативном росте культуры-продуцента, а не потому, что они образуются после прекращения роста. Вторичный метаболизм характерен для почвенных и водных микроорганизмов – бацилл, актиномицетов и грибов, у которых дефицит источников питания часто вызывает морфологическую и химическую дифференцировку. На морфологическом уровне это проявляется образованием *структур выживания* (спор или новых структур поверхности), а на метаболическом – как *вторичный метаболизм* (см. **Идиолиты**).

**Вульва.** От лат. *vulva*\* – *оболочка, матка*. Наружные женские половые органы (гениталии): лобок, малые и большие половые (срамные) губы, клитор\*\*, преддверие и вход во влагалище, а также устье уретры. Синонимы: литературные – *лоно* (англ. перенос. *womb*), а также

лат. pudendum femininum, pudendum muliebre (где mulier – женщина), cunnis (отсюда возникло бытовое вульгарное – кунка), trema. Термин vagina (влагалище) используется для обозначения женских половых органов, расположенных между вульвой и маткой.

\*У древних римлян vulva – свиная матка, из которой готовили лакомое блюдо.

\*\*От англ. clitoris < греч. kleitoris – маленький бугорок (холмик), в бытовой лексике – похотник. Чувствительный наружный женский половой орган, расположенный в верхней части малых половых губ. Представляет собой аналог мужского члена и образован пещеристыми эректильными телами.

**Выбор копии.** Способ рекомбинации, характерный для РНК-содержащих вирусов, при котором РНК-полимераза меняет матрицу в процессе синтеза РНК.

**Вырожденность\* кода.** Одно из свойств генетического кода, заключающееся в том, что одну и ту же аминокислоту могут кодировать (шифровать) несколько кодонов (триплетов). Например, аргинин, лейцин и серин имеют по шесть кодонов, а остальные аминокислоты – по два, три или четыре соответствующих им кодона. Только двум аминокислотам “досталось” по одному кодону: метионину – АУГ и триптофану – УГГ. Три кодона играют роль знаков препинания (“точек”) – УГА, УАГ и УАА, на которых обрывается процесс трансляции. Иначе их называют “стоп-кодонами”, терминирующими кодонами, бессмысленными, или “нонсенс-кодонами”. Показано, что модифицированная аминокислота селеноцистеин может кодироваться стоп-кодоном (см. **Кодон, Терминирующие кодоны**). Синоним – избыточность.

\*Общебиологическое понятие, означающее, что одну и ту же функцию могут выполнять различные наборы элементов какой-либо системы. Избыточность проявляется на всех уровнях живого, обеспечивая устойчивость к повреждениям и выживаемость в критические периоды существования (болезни, травмы и т. п.). Например, головной мозг обладает значительным запасом проводящих путей.

**Вырожденность кода по третьему основанию.** Свойство генетического кода, при котором снижена важность третьего основания в кодирующем триплете по сравнению с первыми двумя основаниями кодона.

**Высокоповторяющаяся ДНК.** Участки тотальной геномной ДНК реассоциирующиеся с высокой скоростью (см. **Сателлитная ДНК**).

**Вытеснение цепи.** Способ репликации ДНК, свойственный некоторым вирусам. Для него характерно вытеснение прежней цепи двухцепочечной молекулы ДНК вновь синтезирующейся гомологичной цепью.

*Верное воззрение на природу оказывается полезным всякой практике.*

Иоганн Вольфганг Гёте

## Г

*Последние достижения в различных областях молекулярной биологии, генетики и геномики говорят о том, что уже назрела необходимость выработки совершенно нового словаря, содержащего новые понятия и термины, и исключая уже устаревшие взгляды и представления. Например, первоначальные представления о ДНК как о химически стабильной структуре, состоящей из четырёх канонических нуклеотидов, сменились взглядами на неё, как на очень лабильную, динамическую трёхмерную структуру, с постоянно модифицирующимися звеньями. Для молекулы ДНК пока возможна только одна единственно точная её характеристика – это структура с непомерной сложностью. Следует также отказаться от метафорического представления о “хламовой”, “мусорной” или “бессмысленной ДНК”, а также от представлений о механизмах возникновения наследственных заболеваний, исключительно связанных только с мутациями и повреждениями в структурных генах, кодирующих белки. В последнее время становится всё более ясным взгляд на основную часть геномной ДНК, как на вместительную программу индивидуального развития организма, информационная ёмкость которой в десятки раз больше, чем в совокупности у всех генов, кодирующих первичную структуру белков. (Увы, на самом деле в геноме нет никакой программы в обычном понимании этого слова!)\* Вступив в геномную эру, мы оказались в новом мире Эпигенетики, меняющей наши представления о свободе выбора способов и форм существования и говорящей нам, что в наших руках есть небывалые возможности влиять на нашу судьбу. Успехи современной физико-химической биологии отражены в “девятом вале” новых фактов, открываемых почти каждый день. Но этот “девятый вал” на наших глазах рушит наши надежды понять с молекулярных позиций принципы организации живых систем\*\*. В результате нарастает сложность, и даже запутывается общая биологическая картина мира, ...но при этом, к счастью, изменяется и характер мышления исследователей, что, всё-таки, оставляет надежду на появление глубоких прорывов в нашем понимании процессов жизнедеятельности. При этом мы всегда должны помнить, что нас питает не то, что мы едим, а только то, что мы усваиваем.*

*\*См. **Генетическая программа.***

*\*\*См. очень интересную дискуссионную статью академика Е. Д. Сverdлова “**Биологический редукционизм уходит?**” **Что дальше?** (Вестник Российской Академии Наук, т. 76, № 8, 2006).*

*Биологический мир – это результат самокопирования генов и их влияния на фенотипы. И это влияние чрезвычайно сильно подвержено изменениям.*

*Биология – это наука о том, как ошибки и случайности становятся временной нормой.*

**Габит.** От лат. *habitus* – *настроение, расположение, внешний вид*. Привычка. 1. Стандартный поведенческий ответ, стандартные действия, сложившиеся при частом повторении. 2. Основной критерий при оценке выработки условного рефлекса и обучения (характеризует тип реагирования, выработанного методом ассоциаций и поощрений или методом подкрепления).

**Габитуация.** От лат. *habitus* – *настроение, расположение* и *-ia* – *условия*. В буквальном смысле, *привыкание*. Явление, вызванное повторяющимися воздействиями одного и того же раздражителя, за которым не следует никаких биологически значимых событий, в результате чего животные, в конце концов, перестают реагировать на этот раздражитель. Привыкание не связано с утомлением и не обеспечивает генерализацию торможения. Достаточно изменить характер стимула и реакция возобновляется снова.

**Габитус.** От лат. *habitus* < *habeo* – *внешний вид, внешность, наружность* < *habito* – *обитать, жить*. 1. Внешний вид живого организма, его сложение. 2. Телосложение, осанка (физическая характеристика внешнего облика и тела человека). Синоним – *экстерьер* (у животных).

**Гаверсов (Хейверсов) канал\*.** Трубчатые полости в структурных единицах (остеоонах) компактного вещества кости.

\*Костная структура, описанная английским врачом и анатомом Клоптоном Гаверсом (Havers C., 1650–1702).

**Галактоземия.** От греч. *galaktos* (*gala*) – *молоко* и *haima* – *кровь*. Редкое наследственное (аутосомно-рецессивное) нарушение метаболизма, при котором в крови и тканях накапливается моносахарид (гексоза) – *галактоза*, образующаяся в результате гидролиза молочного сахара – дисахарида лактозы (см. **Типы наследования**). Метаболический дефект обусловлен мутацией в гене фермента галактозофосфатуридилтрансферазы (GPT), превращающий фосфат галактозы в фосфат глюкозы. Ребёнку с галактоземией с первых дней после рождения прописывается диета, строго ограничивающая молоко и молочные продукты, содержащие лактозу, в противном случае развивается патология печени, катаракта, задерживается умственное развитие. Несвоевременная диагностика галактоземии приводит к смерти ребёнка.

**Галактозидазы ( $\alpha$ - и  $\beta$ -галактозидаза).** От греч. *galaktos* (*gala*) – *молоко*. 1.  $\alpha$ -галактозидаза – фермент-гидролаза, катализирующая гидролиз  $\alpha$ -галактозидов с освобождением галактозы. Синоним – *мелибиаза*. 2.  $\beta$ -галактозидаза – гидролаза, катализирующая гидролиз молочного дисахарида *лактозы* до глюкозы и галактозы, а также

расщепление  $\beta$ -галактозидов и галактотрансферазные реакции. Для *E. coli*, например,  $\beta$ -галактозидаза – индуцибельный фермент (индуктором служит лактоза). У человека  $\beta$ -галактозидаза присутствует в различных тканях, в частности, секретруется железами тонкого отдела кишечника. Синоним – *лактаза* (см. **Лактаза**).

**Галакторея.** От греч. *galaktos* (*gala*) – *молоко* и *rho* – *теку*. Обильное отделение молока лактирующими молочными железами. Может также сопровождать аменорею, обусловленную опухолью гипофиза и состоящую из пролактин-секретирующих клеток (см. **Аменорея**).

**Галантамин.** От родового названия подснежника *Galanthus*. Соединение, содержащееся в цветках подснежника и белоцветника. При приёме внутрь вызывает эффект *гормезиса* (см. **Гормезис**). Галантамин увеличивает содержание в синапсах нейромедиатора ацетилхолина и, возможно, этим способствует улучшению когнитивных функций (памяти), а также возрастанию устойчивости мозга к стрессу\*.

\*Известно, что в числе различных патологических изменений при болезни Альцгеймера наблюдается и недостаток ацетилхолина. Поэтому галантамин прописывают при начальных стадиях развития сенильного слабоумия.

**Галапагосские острова.** От испан. *galapagos* – *седло*. Другое название “Черепашьи острова” Архипелага Колон, расположенного в Тихом океане и состоящего из 16-ти вулканических островов. Место обитания гигантских галапагосских черепах (масса взрослых особей может достигать 350 кг). Форма панциря у черепах, обитающих на разных островах, различается. У некоторых черепах передний край куполообразного панциря спереди загибается вверх\*, делая его похожим по форме на седло, откуда и произведено название черепах, а от них и островов. Галапагосские острова послужили источником разнообразного биологического материала, на основании которого Чарльз Роберт Дарвин (*Darwin*, 1809–1882, умер 19 апреля), посетивший острова в 1836 г. (плавание на корабле “Бигль”\*\* в 1831–1836 гг.), построил свою теорию происхождения видов. (Дарвина особенно удивило отличительное разнообразие форм клювов у пересмешников и вьюрков, обитающих на соседних островах).

\*Это позволяет черепахам поднимать голову и поесть пищу, находящуюся выше уровня земли.

\*\*На русский язык название переводится как “Ищейка”.

**Галеа.** От лат. *galea* – *шлем* (хохол). В энтомологии – наружная жевательная лопасть максиллы.

**Галектин.** От греч. *halos* – *светлый венец* (лат. синоним *corona*), а также *круг*, *диск* и *protein* – *белок*. Белок *галектин* обнаружен в различных типах клеток, где он принимает участие в процессах, связанных с пролиферацией, дифференцировкой и апоптозом. В дифференцирующихся клетках хрусталика глаза образуется галектин-3, способный связываться с другими молекулами. Его синтез начинается

падать, когда запускается процесс апоптоза органелл клетки\*. Поэтому белок галектин-3 может быть регулятором процесса дифференцировки клеток хрусталика.

\*При дифференцировке клетки хрусталика глаза подвергаются “незавершённого апоптозу”, при котором разрушаются только внутриклеточные органеллы, но сохраняется цитоскелет клетки, а цитоплазма наполняется крупными белками кристаллинами. Считается, что триггерами такой формы неполного апоптоза является сигнальный цитокин – фактор некроза опухолей (TNF- $\alpha$ ) и градиенты концентрации молочной кислоты и кислорода (избыток первой и недостаток второго).

**Галеники\***. 1. Лекарственные препараты, получаемые из растительного и животного сырья. К ним относятся природные лекарственные средства, а также настойки, экстракты, линименты, сиропы, масла, мыла, горчичники. 2. Лекарственные формы, приготовленные по официально утверждённым прописям. Синоним – *галеновые препараты*.

\*По имени грека Клавдия Галена (Claudius Galenus ( Galenus), 129–199 гг. н. э.) – знаменитого врача, естествоиспытателя и философа древности, который родился в Пергаме, приобрёл известность в Александрии и Риме. Следует отметить, что вплоть до Парацельса (1493–1541), Андреаса Везалия (1514–1564) и Уильяма Гарвея (1578–1657) Гален считался главным авторитетом для всех европейских медицинских школ, и в медицине господствовал его культ, который можно считать самым долговременным и потому реакционным культом в истории науки.

**Галитоз**. От лат. halitus – *зловонное дыхание, а также выдох при дыхании*. Дурной запах изо рта.

**Галлизины**. Цитолитические гетеромультимерные белки, выделенные из восковой моли *Galleria melonella\**, концентрация которых резко возрастает в гемолимфе и целомической жидкости после инъекции насекомым бактерий. Обладают гемолитической активностью *in vitro*. Обнаружено, что галлизины 1 и 2 способны разрушать клетки некоторых опухолевых линий; при этом галлизин 2 по своим свойствам подобен фактору некроза опухолей человека (TNF), а галлизин 1 в присутствии лизоцима проявляет антибактериальную активность в отношении бактерий, устойчивых к лизоциму.

\*Бабочка семейства галлериид – большая пчелиная огнёвка или клочень.

**Галлокатехины**. От лат. galla – *чернильный орешек* и *катехины*. Полифенолы-флавоноиды, которые встречаются реже, чем катехины и эпикатехин. Больше всего галлокатехинов в зелёном чае\*. Эти катехины обнаружены также в наростах на листьях – *галлах* или *цецидиях*, вызываемых личинками некоторых насекомых (см. **Катехины**).

\*Листья чая содержат до 30 % катехинов на сухой вес. При приготовлении чёрного чая катехины окисляются, и чай теряет свои целебные свойства.

**Галлюциногения.** От лат. *hallucinatio* – *бред, видение* и греч. *genan* – *порождать*. Ископаемое существо, обнаруженное в сланцах Бёрджеса, у которого пять шипов на спинной стороне тела первоначально были приняты за 5 ног. Из-за ошибки, приведшей к первоначальной путанице, и возникло название.

**Галлюциногены.** От лат. *hallucinatio* – *бред, видение* и греч. *genan* – *порождать*. Психоактивные вещества, вызывающие так называемое *деструктивное поведение* и порождающие *галлюцинации*, т. е. вызывающие ложное восприятие окружающего мира, без воздействия соответствующих раздражителей. При этом сами галлюцинации индивидом воспринимаются как реальные явления и мозг не отличает галлюцинации от реальности. Некоторые галлюциногены, например, *псилоцибин\**, обладают обезболивающим действием (снимает приступы так называемых *кластерных головных болей*), а также способны снимать страх у неизлечимых больных раком, или облегчать симптомы депрессии. Известно, что отвар из грибов мухоморов, содержит алкалоиды-галлюциногены *мукарин* и *муцимол\*\**, которые, способны блокировать передачу нервных импульсов в синапсах, что резко снижает болевую чувствительность (см. **Аутизм, Серотонин**). У мышей выявлены клетки коры головного мозга, подверженные действию галлюциногенов. Например, такой галлюциноген, как ЛСД, относится к антисеротониновым препаратам и связывается с рецепторами серотонина. Синонимы – *психодислептические вещества, психоделики*. Из животных ядов к психоделикам относятся, например, жабий *буфотенин*, а также секреты мадагаскарских крупных многоножек, содержащие *бензохиноны*. Очень богаты психотропными алкалоидами некоторые растения, например, из семейства паслёновых (обыкновенный, или вонючий дурман *Datura stramonium*), который содержит различные алкалоиды, включая *атропин* и *гиосциамин* (см. **Атропин, Мукарин, Буфогенины**).

\*Активный ингредиент так называемых “волшебных грибов”.

\*\*От лат. *musca* – *муха*. Из истории известно, что викинги пили отвар из мухоморов перед боем, что делало их бесстрашными воинами. Интересно отметить что северные олени и лоси с большим удовольствием поедают мухоморы и, по-видимому, “кейфуют”.

**Галлы.** От лат. *galla* – *чернильный орешек*. Патологические наросты на стеблях и листьях, вызываемые личинками высших галлиц (*Cecidomyiidae*), питающихся живыми тканями растений, а также другими насекомыми\* и клещами, вырабатывающими *телергоны-цецидогены\*\**. Содержат галловую кислоту (*gallic acid*) и другие дубильные вещества. Особенно большие количества дубильных веществ содержат галлы, образующиеся на листьях дуба. Красные галлы – это стадия развития полярных карликовых ив (форма выживания растения в неблагоприятных условиях). При благоприятных условиях из галлов формируются карликовые растения. По строению галлов можно судить о видовой

принадлежности вызвавших их паразитов. Синонимы – *цецидии* и *тилации* (см. **Тилакогены**).

\*Например, пилильщики вместе с яйцом выделяют вещества, раздражающие ткани растений и вызывающие образование галлов.

\*\*Такие животные называются *цецидозоями* (см. **Цецидозои**).

**Галлы корончатые.** От лат. *galla* – *чернильный орешек* и *corona* – *венец*. Опухолевые образования (наросты) у цветковых растений, возникающие в результате заражения бактерией *Agrobacterium tumefaciens*, несущей *нопалиновые* плазмиды, которые содержат гены для синтеза *нопалина*\*. Эти плазмиды способны переходить в геном растительных клеток и вызывать образование галлов\*\* (см. **Галлы, Вектор, Опин, Плазмиды Ti**).

\*Один из опинов, способных возбуждать рост опухолей у заражённых растений.

\*\*В начале 1980-х годов бельгийцы Марк Ван Монтагю и Джефф Шелл, изучая генетику образования корончатых галлов, обнаружили эти плазмиды. В результате учёные догадались использовать *Agrobacterium* для переноса целевых генов в растения. С тех пор для модификации сельскохозяйственных растений с целью придания им новых полезных качеств, стали использовать плазмиды *Agrobacterium*.

**Гало.** От фр. *halo* < греч. *halos* – *круг, диск*. 1. В анатомии, розовато-жёлтое кольцо, окружающее диск зрительного нерва. 2. В клеточной биологии, структура, окружающая интерфазное ядро с периферии, состоящая из большого количества петель ДНК, с которой удалены все гистоны. В ядрах млекопитающих таких замкнутых петель, формирующих нуклеоид\*, может быть более 50 тысяч, а средний размер их составляет 60 тысяч нуклеотидных пар. Основания петель закреплены на ядерном матриксе (скэффолде) в участках, носящих названия MAR, или SAR (см. **Скэффолд**).

\*Термин совпадает с обозначением аналогичной петлевой структуры кольцевой хромосомы прокариотических клеток (см. **Нуклеоид**).

**Галобионты.** От греч. *halos* (*hals*) – *соль* и *biontos* (*bion*) – *живущий*. Организмы, обитающие в солёных или сверхсолёных водоёмах. Синонимы – *галофильные организмы, галофилы*.

**Галофильные (halophile) организмы.** От греч. *halos* (*hals*) – *соль* и *phileo* – *люблю*. Организмы, приспособленные к обитанию в сильно засоленных средах (их рост зависит от наличия высоких концентраций солей в среде). Так некоторые морские галофильные бактерии нуждаются для роста в повышенной концентрации NaCl. Обычно адаптация таких организмов к морской воде не связана с наличием особых механизмов. Ионы натрия выводятся из клетки селективно путём механизма *антипорта* против протонов или ионов калия. Синонимы – *галобионты, галофилы*.

**Галофиты.** От греч. *halos* (*hals*) – *соль* и *phyton* – *растение*. Растения (солеросы), обитающие на сильно засоленных солончаковых

(галоформных) почвах (по берегам морей, на солончаках). Подразделяются на истинные галофиты (*эугалофиты*), такие как, например, солянки (солерос, сведа), *киногалофиты* и *гликогалофиты* (см. **Галофиты** в “Биологический энциклопедический словарь”, “Советская энциклопедия”, 1989).

**Галофобные организмы.** От греч. halos (hals) – *соль* и phobos – *страх*. Водные организмы, не переносящие засоления среды обитания.

**Гамартии (хамартии).** От греч. hamartia – *ошибка, неправильность* (англ. fault – *дефект*). Пороки развития, ведущие к неправильному соотношению тканей в органе, например, развитие островков фиброзной (соединительной) ткани, лишённых эпителиальных структур, в почке. Синоним – *очаговые аномалии развития*.

**Гамартома.** От греч. hamartia – *ошибка, неправильность* и oma – *опухоль, вздутие*. Очаговый дефект развития, возникающий при нарушении процесса морфогенеза и напоминающий опухоль (содержит необычное или непропорциональное сочетание тканевых элементов). Синоним – *прогонобластома*.

**Гаметангии.** От греч. gamete – *супруга* и angeion – *сосуд*.  
1. Одноклеточные футляры у водорослей и многих грибов, в которых образуются одиночные или множественные мужские или женские гаметы. В гаметангиях у водорослей все клетки способны трансформироваться в гаметы. Иногда содержимое гаметангиев не дифференцировано и при половом процессе происходит слияние самих гаметангиев.  
2. Многоклеточные органы полового размножения у аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений: при этом мужские гаметангии называются *антеридиями*, а женские *архегониями*, или *оогониями*. У высших растений гаметангии защищены оболочкой, образованной стерильными клетками. Подвижные гаметы принято считать мужскими, а неподвижные – женскими.

**Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК, GABA).** Нейромедиатор (нейротрансмиттер), обладающий способностью тормозить многие физиологические процессы в центральной нервной системе (ГАМК очень много образуется в головном мозгу во время фазы медленного сна, которую можно назвать “царством ГАМК”). Способствует поддержанию баланса в нервной системе, демпферируя\* чрезмерное возбуждение нейронов. Эффект ГАМК заключается в гиперполяризации мембраны постсинаптического нейрона, в результате чего снижается вероятность прохождения потенциала действия (возникновения спайка) даже в случае одновременного получения клеткой возбуждающего (деполяризующего) сигнала. Считается, что ГАМК играет ключевую роль в действии анестетиков и транквилизаторов, которые усиливают её эффект (см. **Нейросупрессанты**). ГАМК образуется при участии фермента декарбоксилазы глутаминовой кислоты (реакция декарбоксилирования при участии фермента GAD67). ГАМК содержится в синаптических пузырьках быстроразряжающихся *тормозных интернейронов* (баскет-

и чандельер-клетках, содержащих кальций-связывающий белок *парвальбумин*, и иннервирующих пирамидные нейроны)\*\*. Тормозными эффектами обладают олигодендроциты (глиальные клетки), прилегающие к ГАМК-ергическим синапсам (см. также **Нейроны-шиповники**). Синонимы – *γ-аминобутират*, *γ-аминомасляная кислота*.

\*От нем. Dämpfer – *глушитель колебаний*.

\*\*Крупные клетки, напоминающие по форме, соответственно, корзину и люстру. От англ. basket – *корзина* и chandelier – *канделябр, люстра*. Их называют также парвальбумин-позитивными клетками (см. **Парвальбумин**). Установлено, что именно эти тормозные ГАМК-клетки (ГАМК-эргические нейроны) играют ключевую роль в определении сроков начала и окончания *критических периодов* в развитии мозга. Считается, что именно парвальбуминовые нейроны и продуцируемая ими ГАМК вносят порядок в хаос, характерный для растущего мозга ребёнка. Изначально бессистемная активность нейронов головного мозга постепенно нормализуется в наступающий *критический период*, когда приходят в равновесие процессы возбуждения и торможения. Показано, что при искусственном снижении уровня ГАМК у генетически изменённых мышей критический период в формировании у них зрения вовремя не начинается (см. **Критические периоды**).

**Гамма-глобулины (γ-глобулины)**. Неоднородная группа белков плазмы крови с низкой электрофоретической подвижностью. Включает большинство защитных и обезвреживающих иммуноглобулинов крови. Различают γ-глобулины нескольких классов: IgG и IgA (антитела против антигенов чужеродных белков, бактериальных и вирусных антигенов), IgM (*изогемагглютинины*) и IgE (*реагины*) (см. **Альбумин-глобулиновый коэффициент**).

**Гаметангиогамия**. От греч. gamete – *супруга*, angeion – *сосуд*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Половой процесс, свойственный для многих грибов, например, для всех сумчатых грибов (аскомицетов), при котором сливаются не отдельные клетки, а половые органы (сливаются многоядерные гаметангии и их ядра без образования гамет). В частности, гаметангиогамия характерна для плесневого гриба *Mucor* (см. **Соматогамия**).

**Гаметическая редукция**. От греч. gamete – *супруга* и лат. reductio – *возвращение, обратное приведение* (восстановление). Редукционное деление ядра (уменьшение числа хромосом до гаплоидного набора), происходящее при образовании гамет. Характерна для животных и некоторых водорослей (например, диатомовых) (см. **Гаметогенез**).

**Гаметогенез**. От греч. gamete – *супруга* и genesis – *происхождение*. Процесс образования и созревания половых клеток гамет – сперматозоидов и яйцеклеток. Эти два процесса соответственно называются *сперматогенезом* и *овогенезом*. У подавляющего большинства животных гаметогенез происходит в половых железах (гонадах), и только у низших животных (губок, кишечнополостных и плоских червей) он носит

диффузный характер, т. е. половые клетки образуются в любом участке тела (см. **Половые клетки, Овогенез, Сперматогенез**).

**Гаметогенез in vitro (IVG).** От греч. gamete – *супруга* и genesis – *происхождение*. Искусственное получение гамет или получение половых клеток, подвергшихся целенаправленному геномному (генному) редактированию. Метод уже сейчас используется для редактирования генома сельскохозяйственных животных (см. **Геномное “редактирование”**). Возможно, что в недалёком будущем модификация генов в клетках-предшественниках половых клеток позволит исправлять генетические дефекты в геномах, передаваемых следующим поколениям. Это, например, позволит излечивать от могогенных наследственных заболеваний, или лечить мужское бесплодие, вызванное дефектами генов, отвечающих за образование сперматозоидов, в сперматогониальных стволовых клетках (SSC) (см. **Сперматогониальные стволовые клетки (SSC)**).

**Гаметоспорофиты.** От греч. gamete – *супруга*, spora – *спора* и phyton – *растение*. Водоросли, способные на одном талломе образовывать как органы бесполого, так и полового размножения.

**Гаметофит.** От греч. gamete – *супруга* и phyton – *растение*.  
1. Растения, на которых развиваются половые органы (половое поколение).  
2. Половое (гаплоидное) поколение у водорослей, мхов и папоротников, имеющих смену полового и бесполого (спорофит) поколений (см. **Спорофиты**).

**Гаметоциты.** От греч. gamete – *супруга* и kytos – *клетка*. Мейотически делящиеся гаметогенетические клетки (*сперматоциты* и *овоциты*).

**Гаметы.** От греч. gamete – *супруга (жена)* и gametes – *супруг (муж)*. Буквально, *запряжённые в одну упряжку*. Любые половые (репродуктивные) клетки – сперматозоиды (спермии) и яйцеклетки (яйца) – ооциты, а также клетки пыльцы, образующиеся в родительском организме и содержащие гаплоидный набор хромосом, слияние которых даёт *зиготу* – первую клетку будущего организма, содержащую восстановленный диплоидный набор хромосом. Мелкие и часто подвижные половые клетки или *микрогаметы* (сперматозоиды, пыльца) образуются в мужских половых органах, таких как семенники, антеридии, пыльцевые трубки. Крупные половые клетки или *макрогаметы* (яйцеклетки, яйца) образуются в женских половых органах – яичниках, архегониях и эмбриональных мешках. Синоним – *зрелые половые клетки* (см. **Половые клетки**).

**Гамобиум.** От греч. gamos – *брак* и биом. Поколение, размножающееся половым путём, у видов с чередованием поколений.

**Гамогония.** От греч. gamos – *брак*, gone – *семя* и -ia – *условия*. Половое размножение, протекающее с объединением (слиянием) в диплоидную зиготу половых гаплоидных клеток гамет. Из зиготы в последующем развивается новая особь. Цикл полового размножения

включает чередование *гаплофазы* и *диплофазы*, т. е. смену ядерных фаз половых и соматических клеток и приводит к образованию новых комбинаций родительских генов, и тем самым к наследственной изменчивости у потомства.

**Гамоны.** От греч. *gamos* – *брак* и *on* – *сущее*. Вещества, выделяемые половыми клетками (гаметами) некоторых растений и многих животных. Способствуют оплодотворению, оказывая специфическое действие на гаметы своего или противоположного пола. Женские гаметы выделяют *гиногамоны*, мужские – *андрогамоны* (см. **Андрогамоны**, **Гиногамоны**, **Антеридиол**).

**Гамофионы.** От греч. *gamos* – *брак* и *phyon* – *творить*. Гомотелергоны, влияющие на созревание половых желёз и вызывающие наступление периода полового размножения. Относятся к половым феромонам, стимулирующим половое (брачное) поведение.

**Ганглий.** От греч. *ganglion* – *подкожная опухоль, узел* (нервный), *вздутие*. Анатомически обособленное скопление нейронов, их волокон и клеток ткани, в которой находится ганглий (обычно такие структуры имеют слоистое или складчатое строение). Другими словами, ганглий – это *нервный узел*. В ганглиях происходит интеграция, переработка и переключение нервных сигналов. В качестве примера ганглиев можно рассматривать подкорковые структуры, такие как *базальные ядра* (базальные ганглии), отвечающие за психомоторные функции нашего тела, или ганглии метасимпатической нервной системы (см. **Базальные ядра**).

**Ганглионарные светочувствительные клетки глаза.** Не относящиеся к фоторецепторам клетки сетчатки глаза, принимающие участие в регуляции ритмов смены дня и ночи в организме (околоциркадных ритмов). Эти клетки особенно чувствительны к синей части спектра. Показано, что воздействие синего цвета возбуждает человека и повышает его активность (см. **Циркадные ритмы**). Синонимы – *ганглиозные клетки, ганглийные клетки*.

**Ганглиобласт.** От греч. *ganglion* – *узел* и *blastos* – *росток*. Коммитированная клетка нервного гребня – предшественник ганглиозных клеток.

**Ганглиоблокаторы.** От греч. *ganglion* – *нервный узел* и итал. *bloccata* – *преграждённая*. Вещества, избирательно тормозящие передачу нервных импульсов в вегетативных ганглиях (узлах) в результате блокады в них холинорецепторов (см. **Холинолитики**).

**Ганглиозиды.** От греч. *ganglion* – *нервный узел* и глико(зиды). Сложные сфинголипиды, содержащие в полярных “головках” олигосахариды и один или более остатков *сиаловой* (N-ацетилнейраминовой) кислоты. Присутствуют в особенно больших количествах в плазматических мембранах нервных клеток (на внешней поверхности липидного бислоя) и представляют собой сайты узнавания для молекул внеклеточного матрикса или поверхностных адгезивных молекул соседних клеток (см. **Сфинголипиды**, **Цереброзиды**).

**Гангрена.** От греч. *gangraina* – *разъедающая язва*. Глубокий некроз (омертвление) тканей, возникающий из-за ухудшения или прекращения локального кровообращения (ишемии), или вызываемый анаэробными микроорганизмами. Выделяют сухую (мумификационную), влажную (циркуляторную) и газовую гангрены.

**Ганоидный.** От греч. *ganos* – *блестящий, глянцевый* (блеск) и *eidos* – *сходство, вид*. Ганоидная чешуя – примитивная форма чешуи костных рыб, покрытая снаружи *ганоидином* (*ганоином*) – эмалеподобным веществом, похожим на дентин (см. **Ктеноидный, Циклоидный**).

**Ганоиды (Ganoidei).** От греч. *ganos* – *блестящий, глянцевый* и *eidos* – *сходство, вид*. Рыбы с чешуёй в виде блестящих ромбиков, покрытых *ганоидином* (*ганоином*). Известны с палеозоя; некоторые виды дожили до наших дней, например, панцирные щуки (*Lepisosteiformes*).

**Гаплоидия.** От греч. *haploos* – *простой, одиночный* (где, *ploos* – *кратность*), *eidos* – *сходство* и *-ia* – *условия*. Явление, при котором число хромосом в соматических или половых клетках уменьшается до одинарного набора (из каждой гомологичной пары присутствует только одна хромосома). Естественная гаплоидия характерна для бактерий, она встречается также в жизненном цикле спорообразующих грибов и одноклеточных водорослей (см. **Гаплоиды**).

**Гаплоиды\*.** От англ. *haploids* (нем. *Haploide*) < греч. *haploos* – *простой, одиночный* и *eidos* – *сходство, вид*. Спонтанно возникающие (встречающиеся) или индуцированные формы организмов, в клетках которых содержится *одинарный набор хромосом*, т. е. каждая хромосома представлена только одним гомологом (а каждый ген, соответственно, одним аллелем) и, соответственно, набор хромосом представлен только негомологичными хромосомами. Поэтому рецессивные гены (аллели), не прикрытые доминантными генами, полностью проявляются у гаплоидов. Как правило, гаплоиды являются результатом партеногенетического или андрогенетического развития зародышей. Примером таких организмов могут служить гаплоидные дрожжи. Среди высших растений гаплоиды известны у более, чем 70 видов (например, у кукурузы и пшеницы)\*\*, принадлежащих к 16 семействам. У некоторых насекомых, например, червецов самцы функционально гаплоидны, так как один набор хромосом у них становится факультативно гетерохроматичным, т. е. транскрипционно неактивным. Синонимы – *моноплоиды, гаплонты* (см. **Гаплонт**).

\*Термин предложил Э. Страсбургер (E. Strasburger, 1905).

\*\*Первый гаплоид у высших растений был обнаружен в 1921 г. у дурмана (род *Datura*, сем. паслёновых).

**Гаплоидный.** От греч. *haploos* – *простой, одиночный* и *eidos* – *сходство, вид*. Одинарный набор хромом ( $1n$ ) в клетке, характерный для половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов), а также гаплоидной фазы (гаплофазы) развития живых организмов. У человека гаплоидный набор составляют 22 аутосомы и одна половая хромосома (соответственно,  $22 +$

X- или Y-хромосома). Гаплоидность нормальна для многих низших организмов (из эукариот, например, для дрожжей), а также для половых клеток. Интересно также отметить, что самцы (трутни) у пчёл имеют гаплоидный набор хромосом в соматических клетках.

**Гаплонедостаточность.** От греч. haploos – *простой, одиночный*. Термин, использующийся для обозначения возможного механизма, объясняющего развитие аутосомно-доминантных заболеваний, при которых наличие одного нормального аллеля недостаточно для проявления нормальной функции (другими словами, активности одного нормального аллеля недостаточно для поддержания нормального фенотипа\*). В случае, если гены кодируют не ферменты, а рецепторы, то *гаплонедостаточность*, вызванная мутациями, сокращающими число функционально активных рецепторов, могут приводить к доминантной болезни, например, такой как *семейная гиперхолестеринемия* (см. **Семейная гиперхолестеринемия**).

\*Примером такого состояния является **острая перемежающаяся порфирия**, в основе патогенеза которой лежит наличие у индивидуума одной неактивной аллели гена, кодирующего фермент *синтазу уропорфириногена-1* (см. **Острая перемежающаяся порфирия**).

**Гаплонт.** От греч. haploos – *простой, одиночный* и on – *существо, сущее*. Организм, у которого диплоидна только зигота, а весь вегетативный цикл проходит в гаплофазе. Другими словами, организм, клетки которого содержат только гаплоидный набор хромосом. Обычно редукция числа хромосом происходит в зиготе. К гаплонтам относятся некоторые простейшие (кокцидии), многие зелёные водоросли и грибы (оомицеты). Синонимы – *гапобионт\** и *гаплоид*.

\*Термин *гапобионт*, как синоним *гаплонта* используется не совсем правильно.

**Гаплоспоридии.** От греч. haploos – *простой, одиночный*, spora – *семя, сева* и eidos – *сходство, вид*. Паразитические организмы, близкие примитивным грибам.

**Гаплостель.** От греч. haploos – *простой* и stele – *столб*. Наиболее примитивный по строению тип стебля (см. **Протостела**).

**Гапlostемония.** От греч. haploos – *простой, одиночный*, stem – *ствол*, on – *сущее* и -ia – *условия*. Строение цветка с одним кругом тычинок.

**Гаплотип.** От греч. haploos – *простой, одиночный* и typos – *отпечаток, образец*. Так называется тесно сцеплённая группа генов на хромосоме, передающаяся от каждого родителя одним общим блоком. Другими словами, соединение аллелей, наследующихся совместно. Например, гаплотип DR2 главного комплекса гистосовместимости системы HLA встречается в 60–80 % случаев у больных рассеянным склерозом. Кроссинговер со временем уменьшает размер гаплотипа. В генотипе дикого типа гаплотипом служит вся хромосома (см. **Мутации-основателя**).

**Гаплофаза.** От греч. haploos – *простой, одиночный* и phasis – *проявление*. Часть жизненного цикла организма, характеризующаяся одинарным набором хромосом.

**Гаптены.** От греч. haptikos – *касающийся, прикасающийся\** (англ. touch) < hapto – *прикреплять, привязывать*. Низкомолекулярные вещества, неспособные сами по себе индуцировать синтез антител, но способные специфически взаимодействовать с предсуществующими к ним антителами (гомологичными антителами). Иначе, неполные, не иммуногенные антигены. Гаптены можно рассматривать как детерминанты, отделённые от молекулы-носителя\*\*. Для того, чтобы гаптены могли стимулировать образование антител они должны быть конъюгированы с белком, или присоединены к какой-либо более крупной молекуле (см. **Антигены**).

\*А также *осязующий*.

\*\*Обычно под гаптенами подразумевают химически синтезированные антигены.

**Гаптоглобулин.** От греч. hapto – *прикреплять, привязывать*, лат. globula – *шарик* и греч. protein – *белок*. Белок плазмы крови из фракции  $\alpha_2$ -глобулинов; по химическому строению относится к *протеогликанам*. Связывает гемоглобин и препятствует выделению его с мочой почками (различные формы гаптоглобулина связываются с  $\alpha$ - и  $\beta$ -цепями молекулы Hb). Синоним – *гаптоглобин*.

**Гаптотропизм.** От греч. hapto – *прикреплять, привязывать* и tropos – *поворот, направление*. Реакция некоторых растений на соприкосновение с твёрдыми предметами, приводящая к изменению направления роста (иначе, ростовой ответ на раздражение прикосновением). Такие реакции характерны для вьющихся растений, или усиков, а также для лазящих растений, например, лиан. Синоним – *тигмотропизм*.

**Гарвей Уильям (Harvey, 1578–1657).** Знаменитый английский врач, анатом и первый эмбриолог, служивший в лондонском госпитале святого Варфоломея, – основоположник научных представлений о системе кровообращения. Дал ясные и точные представления о большом и малом кругах кровообращения, а также о строении и функции сердца. Ему принадлежит крылатое и точное выражение: “Omne vivum ex ovo” – “Всё живое происходит из яйца”.

Интересно отметить, что длина всех кровеносных сосудов в теле взрослого человека составляет ~96 тысяч км.

**Гармонин (harmonin).** От лат. harmonicus < греч. harmonicos – *соразмерный* и греч. protein – *белок*. Белок волосковых клеток полукружных каналов и лабиринта улитки внутреннего уха, который необходим для улавливания звука волосковыми клетками и их коммуникации с соответствующими нейронами головного мозга. Гармонин кодируется геном Ush1, мутация в котором приводит к нарушению образования функционального белка и отсутствию слуха. Так, например, при синдроме Ашера (Usher’s syndrom)\*, для которого

характерна частичная или полная глухота и нарушение чувства равновесия, а также потеря зрения, у человека отсутствует функциональный белок *гармонин*.

\*Ашер (С. Usher, 1865–1942) – английский офтальмолог, описавший врождённую глухоту неврологического характера, сопровождающуюся пигментным ретинитом.

**Гаррисон Росс Гренвилл** (Harrison R. G., 1870–1959). Американский биолог, создавший в начале XX в. метод культуры тканей. Установил, что клетки “предпочитают” прикрепляться и перемещаться по твёрдым субстратам (твёрдой подложке), поэтому культуральные сосуды изготавливают из стекла или специального твёрдого пластика.

**Гастралии.** От гастральный – *относящийся к желудку* (животу) < греч. gaster (gastros) – *желудок*. Брюшные кости (псевдорёбра) у крокодилов, динозавров (в частности, у тиранозавра), защищающие брюшную полость, но прикреплённые, подобно рёбрам, к позвоночнику.

**Гастриксин.** От англ. gastric – *желудочный* < греч. gaster – *желудок* и пеп(син). Протеаза желудочного сока с оптимальной активностью при рН около 3,0.

**Гастрины (gastrins).** От греч. gaster (gastros) – *желудок*. Общее название желудочных гормоноподобных пептидов – локальных регуляторов желудочной секреции\*. Образуются в слизистой оболочке пилоро-антральной (привратниково-пещерной) области желудка в виде неактивного предшественника *прогастрина*, активация которого происходит под действием соляной кислоты. Гастрины всасываются в кровь и поступают к клеткам желудочных желёз, стимулируя их секреторную активность (особенно активность *париетальных*, или *обкладочных* клеток)\*\*. К тому же, гастрины усиливают ещё и аппетит (см. **Антральный**).

\*Их называют также “*пилорическими гормонами*”.

\*\*Париетальные клетки желёз желудка секретируют чистую соляную кислоту (HCl).

**Гастрит.** От греч. gaster (gastros) – *желудок* с добавлением суффикса “ит”, означающего воспаление\*. Воспаление слизистой оболочки желудка (см. **Уреза**, **Эрадикация**).

\*Подобным образом образованы слова: *тонзиллит*, *бурсит*, *мастит*, *колит* и т. д.

**Гастродерма.** От греч. gaster (gastros) – *желудок* и *derma* – *кожа*. Стенка тела у гидроидных полипов. У гидры состоит из клеток двух типов: пищеварительных и железистых.

**Гастрозоиды.** От греч. gaster – *желудок*, *zoon* – *животное* и *eidos* – *сходство, вид*. Специализированные кормящие полипы, характерные для полиморфных колоний гидроидных полипов.

**Гастролиты.** От греч. gaster – *желудок* и *lytos* – *камень*. Желудочные камни. Камни в мускульных желудках у некоторых современных видов птиц, которые они проглатывают для улучшения

перетирания пищи и улучшения пищеварения. Считалось также, что гастролиты присутствовали в желудках травоядных динозавров, например, зауроподов, но последние исследования показывают, что эти животные, подобно современным носорогам, для эффективного усвоения пищи использовали микрофлору, населявшую их очень длинный кишечник.

**Гастроподы.** От греч. *gaster* – *желудок* и *podos* (*pus*) – *нога*. Брюхоногие моллюски. Синоним – *цефалофоры*.

**Гастротей.** От греч. *gaster* – *желудок* и *theka* (лат. *theca*) – *чехол, сумка*. Редкий тип открытых плодовых тел у сумчатых лишайников.

**Гастроцель.** От греч. *gaster* – *желудок* и *koilos* – *полость*. Полость гастролы, образованная впячиванием стенки бластулы (см. **Гастроуляция**).

**Гастрошизис.** От греч. *gaster* – *желудок* и *schisis* – *разделение*. Патология внутриутробного развития плода, приводящая к незаращению брюшной стенки и выпячиванию наружу части кишечника (см. **Омфалоцеле**).

**Гаструла.** От греч. *gaster* – *желудок* и уменьшительного суффикса “*la*”. Стадия развития зародыша, следующая за бластулой, при которой за счёт деления клеток и впячивания участка стенки бластулы формируется двуслойный “мешок”, состоящий из двух зародышевых листков, наружный слой клеток которого называется *эктодермой*, а внутренний – *энтодермой*. Такое строение имеют зародыши губок и кишечнополостных животных. У зародышей более сложных многоклеточных животных формируется ещё и третий зародышевый листок – *мезодерма*. Гаструла у одного из кольчатых червей состоит всего из 30 клеток, тогда как гаструла у лягушки содержит более 30 тысяч клеток.

Синоним – *архиэнтерон* (полость первичной кишки) (см. **Гастроуляция**).

**Гастроуляция.** От греч. *gastrula* – *полость первичной кишки* и *-ia* – *условия*. Сложный процесс трансформации бластулы в гаструлу. На этом этапе зародышевого развития клетки, образовавшиеся в результате дробления (у млекопитающих клеточный агрегат, состоящий из нескольких тысяч клеток), скоординированно перемещаются и взаимодействуют друг с другом таким образом, что возникают три зародышевых листка: *эктодерма*, *мезодерма* и *энтодерма*, представляющие собой внутренние клеточные слои, в которых затем обособляются *зачатки*, дающие, в свою очередь, начало различным тканям и органам. Из *эктодермы* развиваются покровные ткани и нервная система, а также связанные с ними производные структуры. *Мезодерма* даёт начало мышцам, скелетным костям, соединительнотканым структурам, выделительной системе и системе крови. Из *энтодермы* формируется выстилка кишечной трубки и первичные половые клетки, из которых в дальнейшем образуются сперматогонии или оогонии, и последующие поколения гамет. В ходе развития дальнейшая судьба клетки зависит

от её положения в эмбрионе и взаимодействия с соседними клетками. Именно в процессе гастрюляции возникают условия для клеточных взаимодействий между разными зародышевыми листками, что обеспечивает процессы нейруляции и органогенеза. Важнейший процесс – это влияние дорсальной мезодермы на лежащую над ней эктодерму, которая формирует нервную пластинку – зачаток нервной системы. На стадии гастрюляции формируются 3 оси симметрии, которые и будут определять организацию тела будущего организма и определённое расположение органов в теле (например, лёгкие и почки лежат по обе стороны главной оси тела, печень справа, а селезёнка слева). Таким образом, гастрюляция обеспечивает формирование основного плана строения многоклеточного организма (см. **Нейруляция, Органогенез**).

По определению Дж. Тринкауса *гастрюляция – это процесс раннего зародышевого развития, во время которого происходит коренное перераспределение частей многоклеточной бластулы, в конце которого клетки, образующие в дальнейшем ту или иную систему органов, занимают дефинитивное положение*. Основными молекулами тканевого морфогенеза на этой стадии развития организма, обеспечивающими узнавание и адгезию клеток, их сортировку и координацию движения, полярность клеток (эпителиев) и формирование органных и тканевых границ являются белки *кадхерины* (см. **Кадхерины**).

**Гаустории.** От лат. *haustor – черпающий, пьющий* (*haustus – черпание, питьё, втягивание < haurio – вбрызнуть в себя*). 1. Приспособления у паразитических грибов, а также у микобионтов – грибных компонентов таломов лишайников для всасывания питательных веществ. 2. Корнеприсоски паразитических растений. Служат для проникновения фитопатогенов в клетки тела растения-хозяина. 3. Термин также используется для обозначения *гаусториальных* клеток, которые входят в состав *халаз*\*.

\*От греч. *chalaza – узелок, бугорок*. Халаза – базальная часть семязачатка, переходящая в семяножку.

**Гаустры (haustra, haustum)\*.** От лат. *haustor – черпающий, пьющий*. Анатомический термин, обозначающий карманообразные полости ободочной и слепой кишок (с внешней поверхности кишки гаустры выглядят как вздутия). Гаустры располагаются сериями в кишечной стенке, создавая впечатление её волнистости. Длина толстого отдела кишечника у человека колеблется от 1,5 до 1,8 м и включает слепую кишку, ободочную кишку и прямую кишку, заканчивающуюся анальным отверстием (анусом) (см. **Анус**). Ободочная кишка – самая длинная часть толстого кишечника; в свою очередь, состоит из четырёх отделов: восходящего, поперечного, нисходящего и сигмовидного.

\*В английском языке “гаустра” – один из черпаков водяного колеса (*one of the scoops a waterwheel*).

**Гванетидин.** Химическое соединение, обладающее способностью вызывать снижение содержания в ЦНС депонированных *катехоламинов* (действует подобно резерпину) (см. **Резерпин**).

**Гейтинг.** От англ. gating – *прохождение через ворота* (gate – *ворота, затвор, заслонка*). Процесс открывания и закрывания трансмембранных белковых каналов, таких как, например, ионные каналы\*, а также каналы щелевых контактов, отвечающих за перенос между клетками небольших цитозольных комплексов. Гейтинг представляет собой контролируемый механизм прохождения молекул через каналные белки. Синоним – *воротный механизм*\*\*.

\*Обеспечивают селективное прохождение определённых ионов через мембрану.

\*\*Воротный механизм ионных каналов отличается от их *селективных фильтров* (см. **Сигнатурные последовательности**).

**Гейтеногамия.** От греч. geiton – *сосед*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Опыление цветков пылью с других цветков того же растения. Форма самоопыления, которая оказывается единственно возможной у растений с однополыми цветками (см. **Ксеногамия**).

**Гексозы.** От греч. hex – *шесть* и суффикса “оза”, означающего, что это сахар. Шестиатомные сахара, например, глюкоза, манноза, галактоза. Синоним – *декстрозы*.

**Гектокотиль.** От греч. hekaton – *сто* (100) и kotyle – *присоска*. Специальное щупальце (“рука”) с присосками и концевой нитью, содержащее *сперматофор*, у самцов осьминогов и каракатиц\*. Такая гектокотилизированная “рука” во время полового акта отрывается\*\* и переносится в тело самки (мантийную полость). Перемещаясь в теле самки, щупальце вводит сперматофор в её половое отверстие (см. **Сперматофоры**).

\*Все головоногие моллюски раздельнополые животные, иногда с выраженным половым диморфизмом, например, самец аргонавтов значительно меньше самки.

\*\*Самцы некоторых видов кальмаров, теряя во время полового акта “половое щупальце”, содержащее сперматофор, погибают. Воистину, жестокая любовь у кальмаров.

**Геликаза.** От греч. helikos (англ. helix\*, helices) – *завиток, спираль* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент (см. **Хеликаза (ДНК-хеликаза)**).

\*1. Элемент ушной раковины. 2. Спираль двуцепочечной ДНК (Watson-Crick helix – *Уотсона-Крика спираль*).

**Геликотрема.** От греч. helikos – *спираль* и trema – *отверстие* (англ. a hole – *дыра*). Отверстие полулунной формы у вершины улитки внутреннего уха, через которое сообщается барабанная лестница и лестница преддверия.

**Гелиофиты.** От греч. helios – *солнце* и phyton – *растение*. Светолюбивые растения. Синоним – *ореады* (от лат. oreades – *нимфы гор* (из древнегреч. мифологии) < греч. oros – *гора*).

**Гелификация цитоплазмы.** От лат. gelare – *замораживать* (gelo – *застываю*). Процесс остановки всякого движения цитоплазмы, иногда наблюдаемый в агонизирующих клетках. Может закончиться полным “отвердением” клетки.

**Гелофиты.** От греч. helos – *болото* и phyton – *растение*. Болотные растения (растения криптофиты), у которых клубни, корневища или луковицы во время неблагоприятного для вегетации сезона спрятаны в иле.

**Гель.** От лат. gelare – *замораживать* (gelo – *застываю*). Коллоидная система с непрерывной твёрдой фазой (средой) и дисперсной жидкой фазой (студнеобразное вещество, например, застывший раствор желатина – *желе, студень*). Иначе гель можно рассматривать как полимерную сетку, пропитанную растворителем. Поэтому гель подобен твёрдому телу и способен сохранять форму. Для коллоидов характерны золь-гельные (гель-зольные) переходы при изменении внешних условий (температуры и давления). Интересно отметить, что в кактусах вода присутствует в форме гелей (специальных слизей). Гели нашли широкое применение в молекулярной биологии и генной инженерии для разделения веществ (белков, нуклеиновых кислот). Электрофорез в гелях используется как важнейший этап установления “генного профиля” человека в криминалистике, а также при определении нуклеотидной последовательности ДНК. Жидкая часть цитоплазмы – основная плазма клетки, или матрикс цитоплазмы, образующий истинную внутреннюю среду клетки, представляет собой *гиалоплазму* или *цитозоль*, приближающийся по консистенции к гелю (является *тиксотропным гелем*) (см. **Золь, Коллоиды, Тиксотропия**).

**Гельзолин (гелсолин).** От лат. gelare – *замораживать*, нем. Sol < лат. solvo – *освободить* и греч. protein – *белок*. Белок, вызывающий фрагментацию и разборку (расщепление) актиновых микрофиламентов, стабилизированных филамином, тропомиозином или  $\alpha$ -актинином. В результате происходит разжижение геля гиалоплазмы и высвобождение пула глобулярного актина (см. **Кофилин**). Иначе – белок, тормозящий *желатинизацию*.

**Гельминты.** От греч. helminthos (helmins) – *червь* (англ. a worm). Кишечные паразитические черви (аскариды\*, острицы, цепни). Синоним (в просторечии) – *глисты*.

\*Старое название аскариды – *струнец*.

**Гельминтоз.** От греч. helminthos, где helmins – *червь* и -osis – *состояние*. Заболевания, вызываемые гельминтами. *Глистная инвазия* – присутствие гельминтов в организме.

**Гем.** От греч. hema < haima – *кровь*. Простетическая группа молекулы гемоглобина – *протопорфирин*, комплексно связанный с двухвалентным ионом железа (Fe<sup>2+</sup>) (см. **Гематин**).

**Гемагглютинация.** От греч. haima – *кровь* и лат. agglutinatio – *склеивание*. Явление склеивания эритроцитов друг с другом. 1. Наблюдается в тестах по определению групп крови. 2. Происходит при взаимодействии с эритроцитами гемагглютинирующих вирусов (содержащих на поверхности капсида гемагглютинин (H)) (см. **Грипп**, **Миксовирусы**).

**Гемагглютиногены.** От греч. haima – *кровь*, лат. agglutinatio – *склеивание* и греч. genan – *порождать*. Буквально, *порождающие склеивание крови*. Специфические гликолипиды мембран эритроцитов, обладающие антигенными свойствами. С ними реагируют специфические антитела плазмы – *агглютинины (изогемагглютинины)*, относящиеся к фракции  $\gamma$ -глобулинов. При взаимодействии с гемагглютиногенами антитела образуют “мостики” между эритроцитами, в результате чего последние склеиваются (см. **Гемолиз**). В крови каждого человека присутствует свой индивидуальный набор эритроцитарных агглютиногенов. В настоящее время известно около 400 эритроцитарных антигенов (агглютиногенов), дающих невообразимо большое число комбинаций. Синоним – *агглютиногены*.

**Гемангиобласт.** От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд* и blast – *росток*. Стволовая эмбриональная клетка – родоначальница клеток крови всех типов, клеток сосудистого эндотелия и клеток ретикуло-эндотелиальной системы.

**Гемангиобластома.** От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд*, blast – *росток* и oma – *опухоль*. Доброкачественная опухоль мозжечка, состоящая из капилляров. Синонимы – *ангиоретикулёма, ангиоглиома, ангиома капиллярная гипербластическая, ангиома эпителиальная, киста Линдау*.

**Гемангиома.** От греч. haima – *кровь*, angeion – *сосуд* и oma – *опухоль*. 1. Врождённая сосудистая аномалия, при которой клетки эндотелия в результате усиленной пролиферации образуют скопления, напоминающие опухоль красного цвета. Гемангиомы чаще встречаются в коже и подкожной клетчатке. Синоним – *сосудистый невус*. 2. Капиллярная гемангиома, в которой опухолевый клубочек состоит из сплетения капилляров, отделённых друг от друга тонкими прослойками ретикулярной ткани. 3. Кавернозная гемангиома состоит из крупных полостей, наполненных кровью (наподобие пещеристой эректильной ткани); их стенки также построены из эндотелия. Синоним – *кавернома, кавернозная ангиома*. 4. Склерозирующая гемангиома, или дерматофиброма (см. **Гемангиофиброма**).

**Гемангиома сенильная (старческая).** Узелок красного (или тёмнокрасного) цвета, возникший в результате слабости сосудистой стенки. Встречается у лиц в возрасте старше 30 лет. Синоним (англ.) – *cherry angioma*.

**Гемангиоматоз.** От греч. *haima* – *кровь*, *angeion* – *сосуд*, *oma* – *опухоль* и *-osis* – *состояние*. Состояние, характеризующееся наличием множественных гемангиом. Синоним – *ангиоматоз*.

**Гемангиофиброма.** От греч. *haima* – *кровь*, *angeion* – *сосуд*, лат. *fibra* – *волокно* и греч. *oma* – *опухоль*. Гемангиома с развитой фиброзной стромой. Синонимы – *склерозирующая ангиома (дерматофиброма), ангиофиброма*.

**Гемангиоэндотелиома.** От греч. *haima* – *кровь*, *angeion* – *сосуд*, *endothelium* – *эндотелий* и *oma* – *опухоль*. 1. Доброкачественная опухоль, возникающая из кровеносных сосудов. 2. Образования, состоящее из многочисленных клеток эндотелия, лежащих одиночно, группами или в виде сосудоподобных скоплений.

**Гематин.** От греч. *hema* < *haima* – *кровь*. Простетическая группа метгемоглобина; содержит трёхвалентное железо ( $\text{Fe}^{3+}$ ), а не двухвалентное ( $\text{Fe}^{2+}$ ), как в геме (см. **Гем**).

**Гематобласт.** От греч. *hema* < *haima* – *кровь* и *blast* – *росток*. Стволовая клетка красного кроветворного костного мозга, родоначальница эритроидного, миелоидного, лимфоидного и макрофагального ростков. Происходит из мезенхимы. Синонимы – *гемоцитобласт, кроветворная клетка, первичная клетка крови*.

**Гематоидин.** От греч. *hema* < *haima* – *кровь* и *eidos* – *сходство, вид*. Пигмент, образующийся внутриклеточно из гемоглобина; не содержит железа и похож на билирубин. Его ещё называют “кристаллами крови”.

**Гематокрит.** От греч. *haematinus* – *кровяной* < *haima* – *кровь* и *krites* (*kritikos*) – *определяющий, судья, оценщик, отбор, выбор*. 1. Часть объёма крови, приходящаяся на долю клеток. В норме *гематокрит* взрослого мужчины 0,44–0,46, а женщины – 0,41–0,43. Синоним – *гематокритное число*. 2. Прибор (центрифуга) для определения соотношения объёмов плазмы крови и её форменных элементов.

**Гематоксилин.** От греч. *hema* < *haima* – *кровь* и *xulon* – *древесина*. Основной краситель, использующийся для окраски цитологических и гистологических препаратов. Получают из кампешевого дерева *Haematoxylon campechianum*\*, откуда краситель и получил своё название.

\*Относится к сандаловым (санталовым) деревьям, родина которых Индия и Малайский архипелаг (Индонезия). Эти деревья в прошлом использовались для получения ткацких красителей для окрашивания тканей. Отсюда красильщиков называли *сандальщиками*.

**Гематологические формы рака.** Формы рака, возникающие из клеток крови и их предшественников (стволовых и коммитированных клеток). Включают *лейкемии* (лейкозы), *миеломы* и *лимфомы*. Отличительной особенностью (генетическим “автографом”) гематологических форм рака служит *катаэзис* (см. **Катаэзис**).

**Гематология.** От греч. *hema* < *haima* – *кровь* и *logos* – *наука*. Раздел медицины, изучающий гистологию, физиологию, патологию, семиотику и терапию болезней крови и кроветворной ткани.

**Гематома.** От греч. *hema* < *haima* – *кровь* и *oma* – *вздутие*. Полость, заполненная вытекшей и свернувшейся кровью. Локализованная масса экстравазированной свернувшейся крови (возникает в результате кровоизлияния, или геморрагии). Различают следующие виды гематом: интрамуральная (внутристеночная), субдуральная и эпидуральная (экстрадуральная). Синоним – *опухоль кровяная*.

**Гематопоз.** От греч. *haima* – *кровь* и *poiesis* – *творение*. Процесс кроветворения. Синонимы – *гемопоз, гемогенез, миелопоз*.

**Гематостаксис.** От греч. *haima* – *кровь* и *staxis* – *капанье, просачивание*. Спонтанное кровотечение (кровоточивость), возникающая при некоторых заболеваниях крови.

**Гематоэнцефалический барьер (Blood-Brain Barrier)\*.** От греч. *haima* – *кровь* и *enkephalos* – *мозг*. Барьер между кровью и нервной тканью. Понятие, отражает биологический феномен предотвращения поступления из крови в головной мозг патогенных агентов (вирусов и бактерий)\*\* и токсичных веществ, в том числе и многих лекарственных препаратов, а также крупных белков и эритроцитов. С другой стороны, гематоэнцефалический барьер препятствует поступлению в кровь нейротрансмиттеров (нейромедиаторов), вырабатываемых нейронами\*\*\*. “Барьер” расположен в стенках кровеносных сосудов мозга\*\*\*\* и создаётся клетками эндотелия, которые в сосудах головного и спинного мозга соединены друг с другом значительно плотнее (так называемые “плотные контакты”), чем в других сосудах тела. Разнообразные каналы в плазматических мембранах клеток эндотелия осуществляют транспортировку, пропуская одни вещества и задерживая другие. В то же время через стенки эндотелия проходят клетки белой крови, обеспечивающие функцию защиты мозга от инфекций. Кроме клеток эндотелия барьер формируется и другими клетками, которые окружают сосуды мозга своеобразным чехлом и селективно пропускают различные соединения. Капилляры мозга оплетены *перицитами* и *астроцитами*, обеспечивающими взаимодействие крови, эндотелия и нейронов. В свою очередь чехол из этих клеток окружают клетки *микроглии*, которая участвует в незамедлительной починке повреждённых капилляров и восстановлении гематоэнцефалического барьера ещё до того, как восстановится слой клеток эндотелия. Наконец, барьерная функция усиливается также базальной мембраной кровеносных сосудов мозга. Синоним – “*нервно-сосудистый блок*” (этот термин отражает новый уровень понимания работы гематоэнцефалического барьера).

\*Открыт в конце XIX века немецким биохимиком и врачом Паулем Эрлихом (1854–1915, Нобелевская премия 1908 г. за создание *сальварсана* – препарата для лечения сифилиса) в процессе проведения экспериментов по окрашиванию тканей гистологическими красителями. (Краситель, введённый в кровяной ток мыши, окрашивал все ткани и органы, кроме головного мозга.)

**\*\*Бактерии и вирусы, проникающие через гематоэнцефалический барьер, вызывают воспалительные процессы, часто угрожающие жизни.**

**Недавно (2018 г.) нейробиологи из Университета Алабамы в Бирмингеме (штат Алабама, США) с помощью микроскопии высокого разрешения обнаружили в головном мозгу человека (в половине из 34 образцов головного мозга, принадлежавших ранее здоровым людям, и людям, больным шизофренией) кишечные бактерии из родов *Bacteroides*, *Firmicutes* и *Proteobacteria*. Интересен вопрос, как они туда попали?**

**\*\*\*Считается, что гематоэнцефалический барьер формируется на 2-ой неделе после рождения ребёнка\*\*\*\*, но у взрослого человека с возрастом постепенно ослабевает; в то же время он отсутствует на сосудах воротной системы гипофиза в области *срединного возвышения* гипофизарной ножки (*eminentia mediana*), где заканчиваются терминалы гипоталамических нейронов, выделяющих регуляторные нейропептиды.**

**\*\*\*\*В головном мозгу человека протяжённость изгибающихся и извивающихся запутанными петлями защищённых барьером сосудов, обеспечивающих кровоснабжение примерно 100 млрд. нейронов, составляет в среднем 650 км.**

**\*\*\*\*\*Последние данные показывают, что плотные контакты между клетками эндотелия сосудов мозга образуются сразу после проникновения растущих сосудов внутрь эмбрионального мозга.**

**Гематурия.** От греч. *haima* – *кровь* и *urion* – *моча*. Наличие эритроцитов в моче. Синоним – *гемацитурия* (истинная гематурия).

**Гемациты (англ. *hemacytes*).** От греч. *haima* – *кровь* и *kytos* – *клетка*. Общее название клеток крови (см. **Гемоциты**, написание, которое встречается чаще\*).

\*См. книгу “**Патогенны насекомых: структурные и функциональные аспекты**”. Под ред. В. В. Глупова. Москва, 2001.

**Гемералопия.** От греч. *hemera* – *день*, *alaos* – *слепой* и *opsis* – *зрение*. Нарушение сумеречного зрения (зрения при пониженной освещённости), вследствие гиповитаминоза (или очень редкого авитаминоза) ретинола (витамина А). Синонимы – “*куриная слепота*”, *слепота ночная*, *никталопия*, *скотопическое зрение* (см. **Скотопические глаза**).

**Гемианопсия.** От греч. *hemi* – *полу*, *an* – *не* и *opsis* – *зрение*. Поражение зрительного анализатора, приводящее к “половинчатому зрению” – выпадению одной из двух половин поля зрения на одном или обоих глазах. Синоним – *гемианопия*.

**Гемианосмия.** От греч. *hemi* – *полу*, *an* – *не* и *osmia* – *чувство запаха*. Односторонняя потеря обоняния.

**Гемизигота.** От греч. *hemi* – *полу* и *zygotos* – *соединённые вместе (зигота)*. Особь, гемизиготная по одному или нескольким генам. У самцов, гены, расположенные в X-хромосоме представлены только по одному аллелю, т. е. они *гемизиготные* (см. **Гемизиготность**, **Зигота**, **Гомозигота**, **Гетерозигота**).

**Гемизиготность.** От греч. *hemi* – *полу* и *zygotos* – *соединённые вместе*. Состояние, при котором некоторые гены в диплоидной клетке (в организме) представлены только одним аллелем (одной дозой данного гена или одним сегментом хромосомы), вместо гомологичных двух. В норме у мужчин, как у гетерогаметного пола, почти все гены, локализованные в Y- и X-хромосомах, кроме генов *псевдоаутосомных районов*, находятся в гемизиготном состоянии (см. **Псевдоаутосомные районы**). Отсюда, гемизиготность позволяет фенотипически проявляться рецессивным генам. Гемизиготность также может возникнуть вследствие анеуплоидий и делеций.

**Гемикардия.** От греч. *hemi* – *полу* и *kardia* – *сердце*. Врождённое недоразвитие левой или правой половины сердца, при котором развиты только две его камеры. Синоним – “*двухкамерное*” сердце.

**Гемин.** От греч. *haima* – *кровь*. Продукт распада гемоглобина (хлорид гема, в котором железо находится в трёхвалентном состоянии,  $Fe^{3+}$ ). В криминалистике определяют наличие гемина для установления присутствия крови на предметах.

**Геминативный.** От лат. *geminatio* – *удвоение*. Сдвоенный. Геминативная форма размножения – почкование (англ. *budding* – *образование почек*), когда родительская клетка не разделяется, а образует вырост (выступ, зачаток), формирующий дочернюю клетку, которая затем отделяется и становится самостоятельной (явление, характерное для почкующихся дрожжей).

**Геминейрин.** От греч. *hemi* – *полу* (половина) и *neuron* – *нерв*. Фармакологический препарат, представляющий собой тиазоловую часть тиамина (витамина  $B_1$ ). Применяют в психиатрии, анестезиологии, невропатологии (например, при эпилепсии), а также при лечении *delirium\* tremens\*\** (алкогольной горячки)\*\*\*.

\*От лат. *delirum, delirus* – *помешанный, ветреный* (*deliro* – *отступить от борозды, отклоняться*).

\*\*От лат. *tremendus (tremo)* – *приводящий в трепет, страшный*.

\*\*\*Интересно отметить, что степень алкогольной зависимости (нейроадаптации к алкоголю) определяется канальным белком ВК, образующим один из мембранных калийных каналов, и встречающемся в различных вариациях, возникающих в зависимости от характера альтернативного сплайсинга его первичной РНК в нейронах. Но алкоголь изменяет состав этой популяции, поскольку стимулирует образование определённой микро-РНК (*miR-9*), способной взаимодействовать с нетранслируемой областью некоторых вариантов иРНК, кодирующих ВК, не влияющих на устойчивость к алкоголю, что приводит к избирательному их разрушению. В результате накапливаются варианты иРНК, способствующие привыканию и устойчивости к алкоголю.

**Гемипарез.** От греч. *hemi* – *полу* и *paresis* – *ослабление*. Неполный паралич с одной стороны тела.

**Гемиплегия.** От греч. *hemi* – *полу* и *plegia* – *удар, паралич* (англ. *striking*). Односторонний паралич.

**Гемицеллюлозы.** От греч. *hemi* – *полу* и *целлюлоза*. Смесь нейтральных гетерогликанов (ксилана, ксилогликана, галактана и др.). Полисахариды (главным образом *урониды*), близкие по природе к клетчатке. Компоненты матрикса оболочек растительных клеток. За счёт нековалентных связей образуют комплексы с целлюлозными волокнами, которые, в свою очередь, связываются с пектинами. Гемицеллюлозы, как и пектиновые вещества, связывают большое количество воды.

**Гемобластоз.** От греч. *hemoblastosis*, где *haima* – (гема) *кровь*, *blast* – *росток* и *-osis* – *состояние*. 1. Состояние кроветворной ткани с повышенной пролиферативной активностью. 2. Обобщённое название опухолей, возникающих из кроветворных клеток. Синоним – *гемогистобластозы*.

**Гемоглобин.** От греч. *haima* – *кровь*, *globus (globula)* – *шар* и *protein* – *белок*. Дыхательный тетрамерный белок эритроцитов *глобин*, содержащий простетическую группу, представленную *гемом*, несущим ион двухвалентного железа ( $Fe^{2+}$ ) в центре (см. **Гем**). Связывает в лёгких кислород (процесс оксигенации) и в форме  $HbO_2$  переносит его к тканям, где кислород освобождается, а гемоглобин восстанавливается до *Hb* (процесс дезоксигенации)\*. При этом *степень окисления железа не изменяется*. У людей существуют четыре разновидности нормального гемоглобина: *эмбриональный\*\** ( $Hb\ Gower, \alpha_2\gamma_2$  и  $\xi_2\varepsilon_2$ ), *фетальный\*\** ( $HbF, \alpha_2\delta_2$ ) и два типа гемоглобина взрослого человека ( $Hb\ A_1$  и  $Hb\ A_2$ ), каждый из которых состоит из двух  $\alpha$ -глобиновых цепей (141 аминокислотный остаток) и двух других цепей ( $\beta, \delta, \gamma$  или  $\varepsilon$ ), содержащих 146 аминокислотных остатков. Различные формы гемоглобина, обладая разными свойствами, обеспечивают полноценную физиологию процесса дыхания на разных стадиях развития организма – от плода до взрослого состояния. Генетический локус, кодирующий  $\alpha$ -цепь, активен в течение всей жизни, начиная с самых ранних стадий развития плода, в то время как  $\beta$ -локус начинает полноценно функционировать только после рождения. Различают также несколько форм аномального гемоглобина: 1. *Серповидно-клеточный* ( $HbS$ ) – гемоглобин, в котором глутаминовая кислота в 6-м положении  $\beta$ -цепи заменена на валин. 2. *Гемоглобин С* ( $HbC$ ), в котором глутаминовая кислота в 6-м положении  $\beta$ -цепи заменена на лизин, что снижает функциональную активность и пластичность эритроцитов. 3. *Гемоглобин М* ( $HbM$ ) – группа гемоглобинов, в которых замещение одной кислоты способствует образованию метгемоглобина (при нормальной активности метгемоглобинредуктазы). 4. *Гемоглобин Н* ( $HbH$ ) – гомотетрамер, образующийся при подавлении синтеза  $\alpha$ -цепи (при этом эффективность переноса кислорода резко падает и возникает синдром, похожий на талассемию). 5. *Гемоглобин Барта\*\*\** – гомотетрамер, встречающийся

в раннем эмбриогенезе и при  $\beta$ -талассемии. Содержание гемоглобина в крови составляет у мужчин 140–180 г/л, а у женщин 120–160 г/л, т. е. в два раза больше, чем всех остальных белков плазмы (65–80 г/л)

\*Поскольку для разрыва слабой химической связи между гемоглобином и кислородом нужна энергия, способность первого к освобождению кислорода быстро падает с понижением температуры тела. Полагают, что у животных, обитающих в условиях климатического холода, недостающая энергия освобождается при связывании гемоглобина с другими соединениями. Секвенирование генов, кодирующих тяжёлую цепь гемоглобина у шерстистого мамонта, показало, что тяжёлая цепь мамонта отличается от цепи азиатского слона по трём аминокислотам из 146. У человека встречается редкий вариант гемоглобинового гена, кодирующего так называемый *Rush*-белок, или *гемоглобин Rush- $\beta$ 101 (C-3)глутамин*, который содержит одну мутацию, характерную для мамонта. И эта мутация позволяет молекуле такого гемоглобина освобождать кислород при низких температурах, но это не адаптивная мутация, как у мамонта, а мутация, вызывающая особую форму анемии.

\*\*Эмбриональный (образуется в первые три месяца развития плода) и фетальный (доминирует вплоть до рождения) гемоглобины обладают более высоким сродством к кислороду, поскольку отбирают его от гемоглобина системы HbA матери.

\*\*\*Впервые обнаружен у пациента по фамилии Барт (HbBart's).

**Гемоглобинемия.** От гемоглобин, греч. *haima* – *кровь* и *-ia* – *условия*. Присутствие в плазме крови свободного гемоглобина (Hb).

**Гемоглобинопатии.** От *гемоглобин* и греч. *pathos* – *страдание* (болезнь). Заболевания крови, обусловленные генетической патологией (дефектами) гемоглобина.

**Гемоглобинурия.** От *гемоглобин*, греч. *urion* – *моча* и *-ia* – *условия*. Переход гемоглобина в мочу при интенсивном гемолизе эритроцитов (окрашенная красным или тёмно-красным цветом моча). Гемоглобинурия – грозный признак внутрисосудистого *гемолиза*. Может возникать по разным причинам: 1. Благодаря наличию холодовых ауто-АТ Доната-Ландштайнера. 2. В результате инфекции у детей – эпидемическая гемоглобинурия, сопровождающаяся цианозом. 3. При отравлениях или инфекциях – токсическая гемоглобинурия. 4. При чрезмерных физических нагрузках – “маршевая” гемоглобинурия, впервые описанная у солдат.

**Гемодез.** От греч. *haima* – *кровь* и лат. *des* (*de* – *от*) – приставка, означающая *удаление, уничтожение*. Водно-солевой раствор поливинилпирролидона. Используется как сорбент многих токсических веществ (тяжёлые металлы, микробные токсины, лекарственные препараты), растворённых в крови.

**Гемодиализ.** От греч. *haima* – *кровь* и *dialysis* – *разложение, разделение*. Удаление из крови низкомолекулярных соединений путём их диффузии через полупроницаемые мембраны в аппаратах

“искусственная почка”. Применяется при хронической почечной недостаточности и острых отравлениях.

**Гемодинамика.** От греч. *haima* – *кровь* и *dynamis* – *сила, мощь*. Интенсивность и сила кровотока в различных тканях и органах. Например, региональный кровоток усиливается в активных областях головного мозга.

**Гемоклаз.** От греч. *haima* – *кровь* и *klasis* – *разрушение, поломка*. Разрушение или *гемолиз* эритроцитов.

**Гемокониоз.** От греч. *haima* – *кровь*, *konía* – *пыль, песок* и *-osis* – *состояние*. Состояние при котором в крови содержится большое количество *гемоконий* – мелких частиц, представляющих собой липидные фракции, связанные с фрагментами стромы разрушенных эритроцитов.

**Гемолиз.** От греч. *haima* – *кровь* и *lysis* – *растворение, разрушение*. 1. Процесс разрушения эритроцитов, следующий за их агглютинацией (склеиванием) при переливании несовместимой по групповой принадлежности крови или под действием некоторых соединений с *гемолитической активностью* (*гемолитиков, гемолизинов*). 2. Гемолиз может также возникнуть под воздействием различных лекарственных соединений (например, парацетамола) в случае генетически обусловленной недостаточности у индивида активности фермента глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы эритроцитов\*. Явление характерное для представителей народов Средиземноморья и Юго-Восточной Азии, у которых активность фермента может быть снижена до 20 % от нормы. Вследствие распада эритроцитов у таких лиц на фоне лекарственного вмешательства возникает гемолитическая анемия и желтуха. Синонимы – *эритроцитоллиз, эритролиз, гематолиз*.

\*Генетически обусловленный дефицит глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы характерен для представителей негроидной расы.

**Гемолизины.** От греч. *haima* – *кровь* и *lysis* – *растворение, разрушение* и *protein* – *белок*. 1. Вещества (в том числе белки), вырабатываемые живыми существами, способные вызывать разрушение эритроцитов (*эритроцитоллиз*) с выходом гемоглобина (возникновение “лаковой крови”). *Гемолизины* присутствуют в ядах многих змей и членистоногих. 2. *Гемолизины* также образуются при взаимодействии с антигенами на поверхности эритроцитов (*сенсibiliзирующих*) комплемент-связывающих АТ (возникновение комплекса АТ-клетка с последующей фиксацией на нём комплемента и лизисом клетки). Другими словами, иммуноглобулины с цитотоксическим действием, направленным на эритроциты (см. **Цитолизины**). Синоним – *эритролизины* (см. **Гемолитики**).

**Гемолимфа.** От греч. *haima* – *кровь* и *lymphá* – *чистая вода*. Кровь, смешанная с тканевой жидкостью, характерная для членистоногих животных и моллюсков, кровеносная система которых незамкнутого типа. У насекомых (у которых тканевый газообмен обеспечивается трахейной дыхательной системой) гемолимфа содержит мало дыхательного пигмента

и часто бесцветна. Из форменных элементов в гемолимфе присутствуют только фагоциты.

**Гемолин.** От *гемолимфа* и греч. **protein** – *белок*. Индуцибельный белок (45 kDa), содержащий 4 иммуноглобулиноподобных домена C2 типа, относящийся к суперсемейству иммуноглобулинов, обнаруженный в *гемолимфе* личинок и куколок некоторых видов бабочек (в частности, *Hyalophora cecropia*). Формирует белковые комплексы на поверхности инфицирующих гемолимфу бактерий. Считается, что гемолин участвует в процессах распознавания патогенов при инфицировании насекомых. Синоним – *белок P4*.

**Гемолит.** От греч. *haima* – *кровь* и *lithos* – *камень*. Бляшка на (в) стенке кровеносного сосуда. Внутривеночный конкремент.

**Гемолитики.** От греч. *haima* – *кровь* и *lysis* – *растворение, разрушение*. Вещества, вызывающие гемолиз, например, производные гидразина, бертолетова соль (KClO<sub>3</sub>), мышьяковистый водород (AsH<sub>3</sub>\*). Гемолитики из медикаментов – это сульфаниламиды, фенацетин, хинин. Синоним – *гемолизины* (см. **Гемолизины**).

\*Антидот AsH<sub>3</sub> – *антарсин*, созданный в 1966 г. и получивший в последствии новое название *мекантид*.

**Гемопаразиты.** От греч. *haima* – *кровь* и паразиты. Общее название микроорганизмов, обитающих в крови жертвы.

**Гемопатия.** От греч. *haima* – *кровь*, *pathos* – *страдание* и *-ia* – *условия*. Любое заболевание (а также отклонение от нормы) крови и кроветворной ткани.

**Гемопексин.** От греч. *haima* – *кровь* и *pexis* – *присоединение, прибавление*. β-глобулин плазмы крови, содержащий сиаловую кислоту, гексозы (маннозу, галактозу и фруктозу), а также гексозамин. Участвует в связывании гема и порфиринов.

**Гемопоз.** От греч. *haima* – *кровь* и *poiesis* – *творение, творчество*. Кроветворение. Образование и развитие кроветворных клеток (форменных элементов). Синонимы – *гематогенез, гемогенез*, англ. *sanguification* – *кроветворение*.

**Гемопозитическая стволовая клетка (ГСК).** От греч. *haima* – *кровь* и *poiesis* – *творение, творчество*. Мультипотентная стволовая клетка взрослого организма, способная дифференцироваться в клетки всех кроветворных ростков (эритроцитарный, мегакариоцитарный, миелоцитарный, лимфоцитарный). Другими словами, ГСК – это стволовая клетка красного костного мозга, из которой образуются все клетки крови. Синонимы – *гематопозитическая стволовая клетка, стволовая кроветворная клетка (СКК)*.

**Гемопреципитин.** От греч. *haima* – *кровь* и лат. *praecipitatio* – *сбрасывание вниз*. Антитела, образующие преципитаты с антигенным материалом из эритроцитов.

**Геморрагии.** От греч. *haima* – *кровь* и (r)rhagēn – *рваться с истечением* (*rheo* – *теку*). Токсины, присутствующие в различных ядах

и токсических продуктах из некоторых растений, способные вызывать дегенерацию и разрушение (лизис) клеток эндотелия капилляров и мелких сосудов. Отравление ими сопровождается образованием геморрагий (кровотечений) в тканях.

**Геморрагия (haemorrhagia).** От греч. *haima* – *кровь*, (r)rhagnymi, (r)rhagēn) – *истечение, рваться с истечением (кровоизлияние)* и *-ia* – *условия*. Кровотечение или *экстравазат* (от лат. *extravasatio*), истечение крови из кровеносного сосуда. В результате внутреннего кровоизлияния формируется *гематома*. Кровотечение от разрыва сосуда – *haemorrhagia per rhexin*. От разъедания сосуда – *haemorrhagia per diabrosin*. Диapedезное кровотечение – *haemorrhagia per diapedesin*, где греч. слово *diapedao* означает *переходить, проскакивать*. Мелкие точечные (punctate) кровотечения называются *петехиями* или *эхимозами* (см. **Петехии**). При большом их количестве говорят о *пурпуре*. Кровохарканье из лёгких – *гемопноэ* (гемофтизис), кровотечение из матки – *метроррагия*. Кровотечение в почечную лоханку приводит к *гематурии* (кровавой моче). Синонимы – *геморрея*, англ. *to burst forth* – *кровоизлияние*, *bleeding* – *кровотечение*.

**Геморрой.** От греч. *haima* – *кровь* и (r)rhagēn – *рваться с истечением* (rheo – *теку*). Широко распространённое заболевание венозных (*кавернозных*) сосудов (название происходит от лат. *caverna* – *полость*) нижнего отдела кишечника. Заболевание связано с застоем крови и варикозным расширением геморроидальных вен.

Старославянское, очень звонкое название геморроя – *почечуй*. В XIX веке, поскольку образованные люди были стеснительными, геморрой образно и эвфемистично называли “афедроновыми болячками”. Вспомните, А. С. Пушкина: “...а ты свой жирный афедрон...” Трещины в заднем проходе, часто связанные с геморроем, имеют средневековое народное название – *рагадии*.

**Геморроид.** От греч. *haima* – *кровь*, (r)rhagēn – *рваться с истечением* (rheo – *теку*) и *eidos* – *сходство, вид* (англ. *pile* – *геморроидальная шишка*). Геморроидальный узел – варикозный участок, участок гиперплазии сосудистой ткани в виде узла (обычно на широкой ножке). Варикозное расширение геморроидальных вен с гиперплазией ткани в виде узлов, располагающихся снаружи сфинктера под кожей около анальной области, или изнутри – в подслизистой оболочке дистального отдела ампулы прямой кишки.

**Гемосидерин.** От греч. *haima* – *кровь*, *sideros* – *железо* и *protein* – *белок*. 1. Нерастворимый белок, образующийся при фагоцитарном разрушении *гематина*. В зависимости от происхождения имеет разный состав. 2. Название сильно преломляющих свет отложений железа в цитоплазме клеток в виде жёлтых или коричневых гранул. Такие депо “мёртвого железа”, не участвующего в процессах дыхания, обнаруживают чаще всего при некоторых патологиях (обычно в печени и селезёнке).

Как резерв железа гемосидерин содержит около 20 % (1 г) общего количества железа в организме человека (см. **Гемохроматоз**).

**Гемостаз.** От греч. *haima* – *кровь* и *stasis* – *остановка, стояние*.  
1. Остановка кровотечения. 2. Прекращение кровообращения (кровотока) в каком-либо участке. Так называемый *первичный гемостаз* обусловлен сужением сосудов и их механической закупоркой агрегатами тромбоцитов и эритроцитов, застревающих в сетях фибрина (процесс тромбирования). Образование тромба обеспечивается физиологическими взаимодействиями, в которые вовлечены эндотелиальные клетки кровеносных сосудов, тромбоциты и ряд определённых белков крови (см. **Фибриноген, Фибрин**).

**Гемотранфузия.** От греч. *haima* – *кровь*, *transfusio* – *переливание* и *-ia* – *условия*. Процедура переливания крови.

**Гемофилия.** От греч. *haima* – *кровь*, *philia* – *склонность*. Наследственное заболевание, передающееся по женской линии (через X-хромосому) и проявляющееся повышенной кровоточивостью, обусловленной генетическими дефектами системы свёртывания крови. Различные формы гемофилий обусловлены недостатком в плазме крови разных факторов системы свёртывания (глобулинов свёртывания). Классическая гемофилия А (синдром Виллебрандта) встречается у мужчин с частотой 0,01 % и обусловлена мутацией в гене фактора свёртывания VIII (обычно отмечают аутосомно-доминантный тип наследования). Носителями мутантного гена являются женщины, но заболевание проявляется у мальчиков. В 30 % случаев гемофилия А возникает как вновь приобретённое заболевание, вызванное мутацией, произошедшей в половых клетках (сперматозоид, сначала передаваемом от отца к дочери, или в яйцеклетке) перед оплодотворением. Гемофилия В наследуется по рецессивному типу, также сцеплена с X-хромосомой и связана с мутациями в гене фактора Кристмаса (фактора IX) (см. **Коагулопатия**). Наконец, гемофилия может быть обусловлена мутациями в гене фактора VIIa.

Принято считать, что мутантный ген был передан от английской королевы Виктории представителям нескольких монархических династий Европы. В частности, гемофилия определила судьбу русского и испанского престолов, и в России аукнулась “распутинщиной” и последовавшей за ней февральской, а затем и октябрьской революциями 1917 года.

**Гемофусцин.** От греч. *haima* – *кровь* и лат. *fuscus* – *тёмно-красный, черноватый*. Коричневый пигмент, продукт метаболизма гемоглобина. Наряду с гемосидерином может присутствовать в моче.

**Гемохроматоз.** От греч. *hemochromatosis*, где *haima* – *кровь*, *chroma* – *цвет* и *-osis* – *состояние*. Заболевание, обусловленное нарушениями метаболизма железа, которое обычно долгие годы не проявляется клинически даже на фоне повышенного содержания железа в крови\*. Гемохроматоз характеризуется повышенной всасываемостью железа из желудочно-кишечного тракта с последующим отложением в виде

*гемосидерина* в печени, поджелудочной железе, сердце, коже и др. органах, что, в свою очередь, вызывает их поражение. И, если в норме в организме содержится около 5 г железа, то при гемохроматозе его содержание может возрасти в 5–6 раз. Различают первичный (наследственный) аутосомно-рецессивный *гемохроматоз* и вторичный, развивающийся при приеме железосодержащих препаратов, или при повторных гемотрансфузиях. При наследственном заболевании обнаруживаются мутации в гене, кодирующем белок HFE\* (см. **Мутации-основателя**). Синонимы – *пигментный цирроз печени, бронзовый диабет, сидерофилия, синдром Труазье-Ано-Шоффера*.

\*Эффективный способ лечения гемохроматоза заключается в снижении его содержания в пище и применении кровопускания (флеботомии).

\*\*Белок HFE – гомолог белков главного комплекса гистосовместимости (МНС, у человека соответственно, HLA) класса I, относящихся к трансплантационным антигенам.

**Гемоцель.** От греч. *haima* – *кровь* и *koilos (kelia)* – *полость* (целом). Полость тела, в которую изливается кровь (гемолимфа) у членистоногих животных (насекомых), имеющих незамкнутую систему кровообращения.

**Гемоцианин.** От греч. *haima* – *кровь* и *kyanos* – *синий*. Дыхательный пигмент гемолимфы членистоногих (некоторых паукообразных) и моллюсков, имеющий голубой цвет\* и содержащий в геме, вместо иона железа, медь ( $Cu^{2+}$ ). Поэтому моллюски (например, кальмары) обладают истинной “голубой кровью” (см. **Гемэритрин, Хлорокруорины**).

\*В кровеносных сосудах такая кровь почти не имеет цвета, но при контакте с кислородом она синее.

**Гемоцитин.** От греч. *haima* – *кровь*, *kytos* – *клетка* и *protein* – *белок*. Лектиноподобный агглютинин, выделенный из гемолимфы тутового шелкопряда *Bombix mori*. По своим свойствам гомологичен фактору адгезии тромбоцитов крови человека *von Willebrand* (фактор свертывания Виллебранда). Гемоцитин с М.м. 280 kDa гомологичен маннозо-связывающему белку млекопитающих. Стимулирует агрегацию гемоцитов после инъекции шелкопряду *B. mori* ЛПС, пептидогликанов или бактерий *E. coli* (см. **Гемациты (гемоциты)**).

**Гемоциты (англ. hemocytes).** От греч. *haima* – *кровь* и *kytos* – *клетка*. Разные типы свободноциркулирующих клеток гемолимфы насекомых. Представляют собой гетерогенную по составу популяцию, в которую, в частности, входят иммуннокомпетентные клетки, обеспечивающие защиту от патогенов. Эти клетки способны к образованию псевдоподий и фагоцитозу бактерий и вирусов, а в процессе метаморфоза осуществляют лизоцитоз (внеклеточное переваривание тканей личинки) и переносят продукты распада к клеткам имагинальных дисков (см. **Гистолитический метаморфоз**). Кроме того, гемоциты отвечают за синтез белковых факторов, участвующих в различных физиологических процессах – от иммунных реакций и репарации

повреждённых тканей до морфогенеза. При участии гемоцитов вокруг неподдающихся фагоцитозу паразитов и инородных тел формируются многослойные белково-меланиновые защитные капсулы (или гранулы, в случае больших скоплений бактерий)\*. Среди гемоцитов обычно различают *прогемоциты\*\**, *плазматоциты*, *гранулоциты*, *сферулоциты* и *эноцитойды\*\*\** (см. **Гемациты**).

\*Разрушаясь при контакте с паразитами, гемоциты активируют систему *фенолоксидаз* и стимулируют синтез меланина.

\*\*В настоящее время *прогемоциты* рассматривают как *стволовые клетки*, дающие начало всем остальным типам гемоцитов.

\*\*\**Эноцитойды*. От лат. *eipo* – *выплывать, проплывать*, греч. *kutos* – *клетка* и *eidos* – *сходство, внешний вид*. Считается, что эти клетки играют важную роль в меланизации инкапсулированного ксеногенного материала (в частности, паразитов), а также в склеротизации кутикулы (см. **Меланизация**).

**Геммула**. От лат. *gemmula* – *маленькая почка*.

**Гемэритрин**. От греч. *haima* – *кровь* и *erythros* – *красный*. Дыхательный пигмент гемолимфы красного цвета, характерный для кольчатых червей (см. **Хлорокруорины**).

**Ген** (англ. **gene**, нем. **Gen**). От греч. *genos* – *род* (*genesis* – *начало, происхождение*). Термин, которым датской ботаник Вильгельм Людвиг Иоганнсен (*Wilhelm Ludvig Johannsen*, 1857–1927) в 1909 г. назвал наследственные задатки Менделя\*. В истории биологии концепция гена была самой быстро изменявшейся концепцией. Ген – единица наследственности, занимающая определённое место (локус) в хромосоме. Это основное понятие классической генетики\*\*, в которой различные формы одного гена, возникающие в результате генных мутаций, называются *аллелями*. Долгое время господствовало представление о гене Томаса Ханта Моргана, как о неделимой частице\*\*\*. Первое определение гена было дано английским профессором медицины Арчибалдом Гарродом (1857–1934) в его книге “*Inborn errors of metabolism*”, 1909\*\*\*\*: “*ген – это пропись приготовления одного химического соединения*”. До конца 1960-х гг. под термином *ген* понимали непрерывный участок ДНК, на котором в виде последовательности нуклеотидов записана информация о первичной структуре одного белка, или, по другому, гены – это участки ДНК, транслирующиеся в функциональные белки. Эти представления легли в основу концепции “*один ген – один белок*”\*\*\*\*\*, которую затем сменила концепция “*один ген – одна полипептидная цепь*”. Следует признать, что в настоящее время понятие гена не столь однозначно, хотя этим термином, по-прежнему, называется участок (сегмент) ДНК с определённой структурой (или сегмент РНК у многих вирусов!). Вполне уместно формальное определение гена, которое было дано Пирсоном (*Pearson H. Genetics: What is a gene?*, *Nature*, 441, p. 398–401, 2006): “*Ген – это участок цепи ДНК, ответственный за единицу наследования и ассоциированный с регуляторными*

*последовательностями, транскрибируемыми участками и другими последовательностями*". Отсюда следует, что структурной основой гена является последовательность нуклеотидов ДНК, хотя само понятие ген, скорее, понятие функциональное. Именно с функциональной точки зрения ген подразделяется на *регуляторную* и *структурную* части. Первая часть содержит последовательности, связанные с регуляцией генной активности, вторая часть может содержать последовательности как кодирующие аминокислоты (экзоны), так и не кодирующие (интроны). Кроме того, некоторые последовательности могут кодировать более одной полипептидной цепи (понятие "ген в гене") (см. **Экзоны**). Сейчас мы уже хорошо знаем, что один ген за счёт альтернативного сплайсинга может кодировать не несколько, а многие сотни отдельных белков. Так показано, что отдельные субпопуляции нейронов могут экспрессировать более 1000 изоформ белков нейрексинов (neurexins) (Ullrich et al., Neuron, **14**, 1995) (см. **Нейрексины**). Отсюда складывается ощущение, что в устройстве эукариотических генов есть излишняя и пока непонятная сложность. Участки ДНК, разделяющие гены, называют *спейсерами*, и некоторые гены собраны в функциональные группы – *кластеры* генов (см. **Спейсеры, Кластеры генов, Функциональные элементы генов**).

Одинаково устроенные гены в разных организмах могут иметь разные функции, или быть встроены в разные генные ансамбли (сети) и, следовательно, приводить к разным функциям, или проявляться в разное время и в разных тканях. Если рассматривать работу генов в отдельно взятых клетках (клетках с разным типом дифференцировки), то складывается впечатление, что основная задача генов – "молчать". Хорошо известно, что обычно в клетках экспрессируется не более 5 % генов и только в нейронах головного мозга эта цифра возрастает до 15 %\*\*\*\*\*. Интересно также отметить то, что гены реагируют не только на изменения окружающей среды, в которой обитает организм, но и на характер его питания и поведение (см. **Эпигенетика**).

\*Считается также, что термин предложил немецкий ботаник Карл Вильгельм Нэгели (K.W. Nageli, 1817–1891). До появления термина "ген" наследственные единицы Менделя называли также *атомами дарвинизма*.

\*\*Поскольку в устаревшем классическом понимании *ген*, как элементарная единица наследственности, одновременно служит и единицей мутации, рекомбинации и функции существовала и другая терминология – "мутон", "рекон" и "цистрон" (Benzer S., 1957). В молекулярной биологии термин "ген" однозначен понятию "цистрон". Под понятием "ген" также понимают наследственную информацию, которой благоприятствует или, напротив, не благоприятствует отбор. По локализации в хромосомах гены делятся на аутосомные и сцепленные с полом. Различные неаллельные гены могут принадлежать к одной и той же или к различным группам сцепления. Аллельные гены могут быть *доминантными, рецессивными и промежуточными* (комбинированными).

Неаллельные гены – эпистатическими, гипостатическими, комплементарными, или индифферентными.

\*\*\*С исторической точки зрения интересно знать, что автор хромосомной теории Томас Хант (Гент) Морган первоначально считал, что ген представляет собой не только единицу наследственности, но и неделим, как атом, и также не подвержен никакому воздействию извне. Хромосому Морган образно представлял как бусы, в которых бусинки – гены, или даже как пулемётную ленту. Опровержение этих представлений дала новая научная дисциплина – радиационная генетика, которая “раздробила” ген.

\*\*\*\*“Врождённые ошибки метаболизма, 1909”. И в настоящее время название книги поражает своей современностью.

\*\*\*\*\*Первое надёжное доказательство предположения, что “один ген кодирует один фермент” получили американские генетики Джордж Уэллс Бидл (G. W. Beadl, 1903–1989) и Эдуард (Эдвард) Лори Тейтум (E. L. Tatum, 1909–1975), в ставших классическими исследованиях на розовой плесени нейроспоре (*Neurospora crassa*), за которые они получили в 1958 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

\*\*\*\*\*По-видимому, нейроны также расширяют свой белковый репертуар за счёт процесса *соматической рекомбинации* (см. **Соматическая рекомбинация**).

**Ген Армадилло.** От англ. armadillo – (зоол.) *броненосец* (армадилл). Ген сегментарной полярности, опосредующий направление пути дифференцировки клеток в раннем эмбриогенезе у дрозофилы. Показано, что ген на 70 % идентичен гену  $\beta$ -катенина, который участвует в формировании переднезадней оси тела у эмбриона шпорцевой лягушки (*Xenopus laevis*) (см. **Катенины**).

**Ген дикого типа.** Немутантный аллель гена, встречающийся в природе.

**Ген множественной лекарственной устойчивости (MDR).** От англ. понятия “multidrug resistance”. Ген кодирует белок, принимающий участие в процессах выведения из клеток вредных веществ. Активен также в опухолевых клетках, обеспечивая их резистентность к лекарственным препаратам. Поэтому для успешного лечения предпринимаются попытки “выключения” гена с помощью РНК-интерференции (см. **РНК-интерференция**).

**Ген-репортёр.** От англ. report – *сообщать, рассказывать*. Ген, содержащийся в искусственно созданной генетической конструкции, интродуцируемой с определёнными целями в изучаемый организм (чаще эмбрион). Активация такого гена приводит к появлению какого-либо легко различимого признака. Синоним – *репортёрный ген*.

**Ген “Звуковой ёжик” (англ. “Sonic the hedgehog” (Shh)).** Морфоген дрозофилы, мутация в котором приводит к появлению у личинки мушки колючих выростов, похожих на иголки ежа. Название *Sonic the hedgehog* (“ёжик Соник”) дал в шутку Роберт Риддл\* (Robert

Riddle) в честь главного персонажа популярной компьютерной игры, выпущенной корпорацией Sega в 1991 г., – кота по прозвищу *Sonic the Hedgehog*\*\* . В геномах рыб, птиц и млекопитающих, а равно и человека, есть гены аналоги “ежового” морфогена дрозофилы – *хеджхог* гена. У птиц ген *хеджхог* определяет развитие крыльев, а у млекопитающих – пальцев на конечностях. Предполагается, что изменения в гене *Sonic hedgehog* привели к потере предками китообразных задних конечностей. Функционально ген отвечает за передачу сигналов между клетками (см. **Гены семейства Хеджхог (Hedgehog), Рудименты**).

\*Обнаружил аналог “ежового” гена дрозофилы у млекопитающих.

\*\**Sonic the Hedgehog* означает “Звуковой ёжик”.

**Ген трансформер.** Ген, описанный у дрозофил и характеризующийся тем, что его экспрессия в определённый момент (*a critical period*) приводит к тому, что самцы мушек демонстрируют поведение самок.

**Гендер.** От англ. шутол. gender (jender) – *пол*. Бинарное понятие, относящееся к анатомическому полу человека, рассматриваемому через призму его социокультурных и психологических аспектов (не биологических). Понятие относится к социальной самоидентификации человека по половой принадлежности и связано с гендерными нормами, т. е. устоявшимися представлениями о мужских и женских особенностях пола и взаимоотношениях между полами.

**Гендерный.** От англ. gender – шутол. *пол*. Относящийся к полу, но затрагивающий психологические, когнитивные\*, социальные и культурные различия между мужчиной и женщиной (в этом смысле животные, имея пол, не имеют гендера!). Всё больше накапливается данных, что гендерные признаки имеют генетическую основу\*\*. При этом в становлении пола важную роль играет баланс многих других генов, локализованных в аутосомах. Внешние условия также могут определять *манифестацию* (проявление) гендерных различий (см. **Пол (Sex)**).

\*Современные исследования выявили значительное сходство когнитивных способностей у мужчин и женщин (оба пола практически одинаково справляются с тестами IQ), исключая некоторые специфические особенности внимания и восприятия. Интеллектуальные различия, обнаруженные ранее английским психологом Фрэнсисом Гальтоном (1822–1911) и американским психологом Эдуардом Торндайком (1871–1949), объясняются неравными с мужчинами условиями для развития и образования женщин, традиционно существовавшими в различных обществах. У мальчиков и мужчин полюса – “умный – дурак” раздвинуты сильнее от средних значений (больше крайних вариаций, больше дисперсия), чем у девочек и женщин. Кроме того, у мальчиков чаще встречаются такие отклонения, как дислексия, задержка речевого развития и гиперактивный синдром.

\*\*Исследования тканей головного мозга в области височного неокортекса, который связан с памятью, речью и восприятием слуховой

информации, показало, что у мужчин в этой области мозга больше синапсов (в среднем на 33 %), чем у женщин, что, в свою очередь, может быть той структурной подоплёкой, которая и определяет разницу между полами в образе мышления.

**Генеалогия.** От греч. *genealogia* – *родословная*, где *genea* – *раса* < *genos* (*genēs*) – *род* и *logos* – *учение, наука*. Вспомогательная историческая и медико-генетическая дисциплина о родословных человека (см. **Родословная**). В частности занимается изучением наследственности человека с помощью родословных, используя генеалогический метод\* (см. **Генетический анализ**).

\*Метод разработан английским биологом, психологом, антропологом и математиком Френсисом Гальтоном (F. Galton, 1822-1911) – одним из предтеч евгеники и основоположником биометрии. По сути, генеалогический метод – это поиск интересных случаев скрещиваний, проведённых самой природой (определение генотипов членов родословной).

**Генезис.** От греч. *genesis* – *происхождение, рождение, возникновение*. Источник, начало чего-либо (в случае, когда речь идёт о происхождении).

**Генеративный.** От лат. *generare* – *порождать*. Относящийся к генерации (размножению) (см. **Генерация**). Например, генеративные (зародышевые) клетки, или генеративная ткань. Следует отметить, что генеративная ткань считается иммунологически неприкосновенной, или привилегированной.

**Генеративный период.** От лат. *generare* – *порождать*. Период жизни (онтогенеза) растения от первого цветения до последнего. Иначе – период зрелости и размножения. В этот период растение плодоносит и оставляет потомство – плоды с семенами.

**Генерация.** От лат. *generatio* – *рождение, возникновение*. 1. Процесс размножения. 2. Потомство (стадия в ряду потомков – первая генерация, вторая генерация и т. д. или дочерняя генерация – скрещивание особей первого поколения  $F_1^*$ , второго поколения  $F_2$  и т. д.). 3. Стадия в ряду поколений у людей (дед, отец, внук, правнук). 4. Бесполоя (вегетативная) генерация.

\*Буква “F” от лат. *filia* – *дочь*.

**Генерический.** От лат. *genere* – *производить, породить*. 1. Относящийся к роду (родовой). 2. Обобщённый, общий. 3. Характерный (например, характерный признак).

**Генетика\***. Название произведено от греч. *genesis* – *происхождение, начало* (по аналогии с распространённым в XIX веке словом “биологика”). Наука о наследственности и изменчивости организмов (законах и механизмах передачи наследственной информации), оперирующая точными количественными закономерностями. *Образно можно сказать, что генетика – это наука, с одной стороны, о жесточайшей детерминированности и предопределённости сущего* (см. **Хорья**

Хантингтона), а, с другой, – наука об игре случайностей, неопределённостей, вероятностей и возможностей, выражающейся в том, что предрасположенность к чему-либо может проявиться, а может и нет. И в этом заключается отличительная квинтэссенция явления под названием Жизнь. Датой рождения генетики считается 1865 г., когда вышла незамеченная научным сообществом статья Менделя\*\* **Versuche über Pflanzen-Hybriden** (*Опыты с растительными гибридами*), как сейчас сказали бы, в захудалом сборнике “Verhandlungen des naturforschenden Vereins Brünn” (“Труды Общества естественной истории (естествоиспытателей) города Брюнна”), ныне город Брно, Моравия, Восточная Чехия (см. **Мендель Иоганн Грегор**).

\*Этот термин ввёл в научный обиход в 1907 г. английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1861–1926), вдохновлённый идеей Грегора Менделя о корпускулярной природе наследственности, активный популяризатор и ярый адепт менделизма (первым перевёл работы Г. Менделя на английский язык).

\*\*Мендель был далеко не первым из тех, кто для изучения наследственных механизмов использовал метод скрещивания растений.

**Генетическая программа.** Словосочетание, используемое как удобная и расхожая метафора, за которой стоит наше полное непонимание того, как в действительности осуществляется процесс индивидуального развития организма, протекающий от зиготы до плода, а затем – и до рождения нового организма. Прохождение последующих возрастных этапов и связанных с ними изменений, происходящих на протяжении всей жизни организма, считается, также процессом, обусловленным генетической программой. Но если отдельные клетки организма в процессе его развития дифференцируются, если изменяется их число и их взаимосвязи друг с другом, и если многие из них просто погибают или замещаются на новые клетки, а геном в каждой из них остаётся неизменным\*, то где же тогда сосредоточена генетическая программа? Где главный регулятор, выдающий инструкции клеткам по использованию своих генов? И каким образом программа, если она есть, изменяется, подстраиваясь под требования среды? К тому же, чем обусловлена такая высокая надёжность программы, коль скоро большинство особей любого вида жизнеспособны? Но и старение ведь тоже заложено в программу, а возрастные болезни – не её сбои, а она сама – в своей неизменной ипостаси. Мы неплохо понимаем события, происходящие внутри клетки, но что происходит в целом организме на уровне взаимоотношений клеток для нас пока, увы, *terra incognita*.

\*Не подвергаемое сомнению допущение! (см. **Тотипотентность**).

**Генетический анализ.** Совокупность методов изучения наследственности. Для генетического анализа простых признаков используются подходы, разработанные Г. Менделем. Анализ сложных количественных признаков проводят на основе методологии Ф. Гальтона. Применяют также хромосомный и молекулярно-генетический анализ,

генеалогический метод, метод генетических маркёров, компонентный и близнецовый методы и, наконец, метод моделирования на животных.

**Генетические карты (карты генома).** Первоначально строились на основе анализа частоты рекомбинаций между генами\*. На модельных организмах проводят большое число скрещиваний между различными мутантными линиями. У человека для построения генетических карт использовались в качестве маркёров различные вариабельные участки, в частности, участки с однонуклеотидным полиморфизмом (ОНП\*\*) (см. **Снипы**), полиморфизмом микросателлитных повторов, а также полиморфизмом длин рестриционных фрагментов\*\*\*. Позднее генетические карты высокого разрешения послужили основой для физического картирования генов.

\*Частота рекомбинации (кроссинговера) между двумя генами, равная 1 %, принимается как одна единица карты и называется *морганидой*.

\*\*Некоторые ОНП вызывают появление или исчезновение сайтов рестрикции.

\*\*\*Сайты рестрикции были использованы для получения первой полной генетической карты генома человека.

*Изучение генетических заболеваний открывает широчайшие возможности для понимания важнейших биологических процессов, и уже позволило совершить многие впечатляющие открытия в науке о жизни.*

**Генетический груз.** Совокупность мутантных (аномальных) генов, которые передаются потомкам, как правило, в латентном виде (рецессивные мутации) и способных обуславливать развитие у них заболеваний или приводить к гибели эмбрионы (в случае наличия летальных мутаций). Генетический груз образно называют неоплаченным своевременно “генетическим долгом”, за который рассчитываются последующие поколения. Синоним англ. – “genetic load” (*генетическая нагрузка*).

**Генетический код.** В общем смысле *генетический код* – это способ записи генетической информации, которую содержит молекула ДНК. В специальном смысле *генетический код* – это правила, по которым осуществляется процесс экспрессии генетической информации, приводящий к трансляции. Код обеспечивает соответствие между последовательностью нуклеотидов в ДНК и последовательностью аминокислот в белках. Живая природа использует только 20 определённых аминокислот, которые называют *природными, каноническими* или *протеиногенными*. Эти аминокислоты абсолютно одинаковы у всех организмов и набор их универсален\*. А вот различия между всеми организмами, обитающими на нашей планете, определяются исключительно уникальными последовательностями аминокислот в белках, входящих в состав организмов. Чем же определяются уникальные последовательности аминокислот в белках? Классическая, или

иначе, формальная генетика и отвечала на этот вопрос формально – последовательности аминокислот в белках задаются генами. Но как? На этот вопрос дал чёткий и ясный ответ Георгий Гамов. Аминокислотные последовательности в белках определяются последовательностями нуклеотидов в одной из двух комплементарных цепей кодирующих участков ДНК, которые и называются генами. Информация о последовательном расположении любой из 20 аминокислот в белках определяется последовательностью четырёх типов нуклеотидов (А, Т, Г и Ц) в ДНК. Отсюда следует, что клетка должна обладать способом, с помощью которого она переводит четырёхбуквенный текст ДНК в двадцатибуквенный текст белков. А осуществить такой перевод, можно только используя механизмы кодирования. Так задолго до открытия тРНК родилась идея генетического кода\*\*. Оказалось, что генетический код является *триплетным, неперекрывающимся, вырожденным и квазиуниверсальным\*\*\**. Таким образом, биологический смысл кода заключается в том, что последовательность нуклеотидов в ДНК формирует трёхбуквенный (триплетный) код, в котором зашифрована информация для последовательности аминокислот в белках (см. **Транскрипция**).

\*Исключение составляют бактерии, использующие некоторые, так называемые экзотические аминокислоты.

\*\*Идея так называемого “*бриллиантного*” генетического кода принадлежит Г. А. Гамову (G. A. Gamow, 1954) (см. **Код “бриллиантный” (“алмазный” код)**). Позднее (1961 г.) Крик, Барнетт и Бреннер сформулировали общие принципы организации генетического кода, который в 1966 г. был не только доказан, но и полностью расшифрован у *E. coli*. Маршалом Ниренбергом (M. Nirenberg), Гобиндом Кораной (H. Khorana) и Робертом Холли (R. Holley), за что в 1968 г. они получили Нобелевскую премию.

\*\*\*В митохондриальных геномах у многих организмов, включая млекопитающих, некоторые кодоны имеют необычное значение, также как и в “ядерных геномах” у микоплазм, цилиатов и некоторых грибов-кандидов.

**“Генетический паспорт”**. Основа персонализированной (персонифицированной) медицины ближайшего будущего, согласно которой лечение будет проводиться в соответствии с молекулярно-мутационным профилем генома пациента (см. **Фармакогенетика**).

**“Генетические переключатели”**. Общий термин, обозначающий сегменты геномной ДНК, контролирующие при участии определённых транскрипционных факторов работу структурных генов, в свою очередь, определяющих морфологические (анатомические) и биохимические особенности организмов разных видов. Эти регуляторные сегменты переводят гены в *рабочее состояние* или, напротив, *выключают* их. Компонентами генетических переключателей являются *энхансеры* генов, обычно, но не обязательно, располагающиеся впереди контролируемых генов (см. **Энхансеры**). Генетические переключатели принадлежат

некодирующим областям генома, функции которых в целом до сих пор неизвестны\*.

\*Совокупные размеры некодирующих областей генома значительно превышают совокупные размеры кодирующих областей (у человека на кодирующие области приходится всего ~1,5 % генома).

**Генетические элементы.** Регуляторные элементы генома, которые в процессе эволюции меняются гораздо быстрее, чем структурные гены.

**Генетический фон.** Совокупный генотип индивидуума (особи), на котором проявляют своё действие мутантные аллели определённых генов.

**Гениталии.** От лат. genitaliae – *половые органы* < genitalis – *относящийся к рождению* (genitor, gigno – *отец, родитель*). Наружные половые органы (как мужские, так и женские).

**Генная инженерия\***. Отрасль молекулярной биологии и генетики, занимающаяся прикладными задачами изменения наследственности, а также исправления генетических дефектов с терапевтическими целями. В рамках генной инженерии используются методы манипулирования с молекулами ДНК путём их “разрезания” (рестрикции) и “сшивания” (сплайсинга) в нужном сочетании с последующим встраиванием в клетки реципиентного организма. В свою очередь, в основе методов и принципов манипулирования с ДНК лежит широко распространённое природное явление, так называемого, *горизонтального переноса* генетической информации от вида к виду. Достаточно вспомнить естественный процесс встраивания в ядерные геномы клеток ретровирусов или “шаблонных” молекул ДНК при участии репаративных белков в процессе гомологической рекомбинации, что говорит о *взаимозаменяемости* ДНК\*\*, свойственной не только микроорганизмам, но также растениям и животным (см. **Рекомбинация гомологичная (гомологическая)**). В процессе эволюции геномы постоянно перестраиваются, в том числе с использованием механизмов ретротранспозиции. Сейчас мы уже хорошо понимаем, что перед встраиванием в чужеродный организм какого-либо гена необходимо учитывать явление *предпочтения* этим организмом другого синонимического кодона (кодонов)\*\*\*, в противном случае встраиваемый ген может не экспрессироваться или экспрессироваться менее эффективно в модифицированном организме, либо получаемый белок будет отличаться от исходного, в получении которого мы нуждаемся.

Противниками ГМО постоянно поднимаются в СМИ вопросы опасности использования генно-модифицированных организмов в пищу, которую называют “франкенфудом” – пищей Франкенштейна. Конечно, можно спросить, какой вред организму человека может принести, например, генно-модифицированный рис, способный синтезировать в 23 раза больше каротина (провитамина А), или соя, синтезирующая *метионин*, которого очень мало в природной сое. Однако, к сожалению, белки, кодируемые трансгенами, и относящиеся, например, к группе

гликопротеинов, часто имеют несколько иное расположение молекул сахаров на своей поверхности, что непредсказуемым образом может повышать риск возникновения аллергических реакций при их употреблении в пищу. Кроме того, растения (например, та же соя), устойчивые к гербицидам, таким как “Атрацин” или “Раундап” (“Round-up”) – глифосат\*\*\*\*, поощряют производителей широко использовать химические препараты против сорняков, что представляет несомненную экологическую опасность с долговременными последствиями. Необходимо понимать, что геновая инженерия настолько опасна в создании ГМО, насколько опасны продукты искусственно встраиваемых генов. Нельзя также сбрасывать со счетов ещё плохо изученное явление изменения *смыслового контекста генома* при встраивании в него трансгенов, что может привести к возникновению организмов с непредсказуемыми свойствами. Наконец, следует подчеркнуть, что доминирование в производстве ГМ растений резко снижает биоразнообразие используемых в пищу растений и обедняет качественный состав пищи (см. **Трансгенные организмы**). Что касается генно-модифицированных сельскохозяйственных животных, то уже, например, получены свиньи с низким содержанием холестерина в мясе и свиньи, в отходах жизнедеятельности которых содержится мало фосфора. (Дело в том, что экскременты свиней трудно утилизировать, поскольку в качестве удобрений они очень токсичны для растений.) Получены даже свиньи, экспрессирующие в коже пяточка зелёный флуоресцентный белок (см. **Флуоресцентные белки**). Синонимы – *генетическая инженерия, геновая технология* (Если биологический вид – это сбалансированная, устоявшаяся, иерархическая система генов, то генетическая инженерия – это *троянский конь, нарушающий запрет вмешательства в её целостность*).

\*Геновая инженерия возникла в 1972 г. в Станфордском университете (США, Калифорния), когда молекулярные биологи Стенли Коэн и Герберт Бойер в лаборатории Пола Берга (P. Berg, получил в 1980 г. Нобелевскую премию.) сконструировали первые рекомбинантные молекулы ДНК, в которых были соединены фрагменты ДНК фага лямбда (фага  $\lambda$ ) и кишечной палочки с кольцевой молекулой ДНК вируса SV40, а в 1973 г. перенесли один из генов клеток кожи лягушки в бактериальную клетку, которая начала синтезировать чужеродный белок.

\*\*На функциональном уровне все организмы одинаковы! (См. Capricchi M. R. Altering the genome by homologous recombination. Science, 1989, 244, 1288–1292).

\*\*\*Несмотря на относительную *универсальность* (квазиуниверсальность) *в первом приближении* генетического кода, различные организмы используют синонимичные кодоны с разной частотой\*\*\*\*, и при генно-инженерной модификации организмов эти особенности необходимо учитывать. Такой подход, требующий

предварительного конструирования (модификации) переносимых генов, называют “маскировкой генов”.

\*\*\*\*Rund-up (англ.) – *облава*. Глифосат или фосфометилглицин (изобретатель *глифосата* американский химик из биотехнологической (химической) компании “Монсанто” (Сент-Луис, США) Джон Фламит (Flamt)). Среди гербицидов глифосат занимает первое место по объёму выпуска и используется для борьбы с многолетними сорняками (кроме того, он относится к гербицидам сплошного действия). В России также известен под торговыми марками “Глифор”, “Торнадо”, “Ураган”.

\*\*\*\*\*Так, например, из шести синонимичных кодонов, отвечающих аргинину, у человека чаще используются AGA и AGG кодоны, а у *E. coli* кодон AGA используется очень редко и, к тому же, при трансляции считывается с ошибками.

**Генная конверсия.** От лат. *conversio* – *изменение*. Событие, часто связанное с общей рекомбинацией и репарацией ДНК в ходе мейоза и реже – в ходе митоза. Характеризуется изменением одной из цепей гетеродуплексной ДНК, приводящим к комплементарности с другой цепью в тех участках, где есть неспаренные основания. При этом в результате один аллель конвертируется в другой.

**“Генная пустыня”.** Образный термин, использующийся для обозначения обширного района в 9-ой хромосоме человека, в котором располагается в основном некодирующая ДНК и, в котором очень редко встречаются истинные гены. У человека в этом районе обнаружены несколько генов, ассоциированных с диабетом второго типа и ишемической болезнью сердца (см. **Диабет**, **Ишемия**). Пустынные гетерохроматиновые районы характерны и для Y-хромосомы (см. **Y-хромосома (человек)**).

**Генная терапия.** Медицинское вмешательство, при котором в клетки больного человека *in vivo* или *in vitro* вводятся новые гены (обычно используются *трансгены*, или модифицированные, функциональные копии дефектных генов)\* (см. **Трансгены**). Делается это с целью лечения или предотвращения наследственных мультифакторных генетических заболеваний (заболеваний, вызванных мутациями в генах), а также лечения рака, или ненаследственных инфекционных (чаще вирусных) заболеваний\*\*, например, таких как ВИЧ. При этом в генной терапии самая серьёзная проблема – это доставка новых генов в клетки целевого организма-хозяина. Обычно в качестве “перевозчиков” чужеродных генов (векторов трансгенеза) используют “нагруженные” нужным генетическим материалом ретровирусы, тропные к определённым типам клеток (например, нервным или печёночным). Однако всегда есть очень серьёзные барьеры, из коих самый трудный – иммунная система, которая атакует “инфицированные клетки”, что не обходится без последствий, а также “переделанные” вирусы. Поэтому разрабатываются методы “обмана” иммунной системы и делаются попытки обойти её стороной. Первая успешная попытка применения

методов генной терапии была проведена в сентябре 1990 г. в США. В Т-лимфоциты ребёнка, страдающего комбинированным иммунодефицитом, вызванным дефектом гена *аденозиндезаминазы* (ADA), была введена нормальная копия гена (см. **Острый комбинированный иммунодефицит (синдром SCID)**). В настоящее время диапазон генно-терапевтических вмешательств расширяется. Например, отрабатываются методы “тренировки” и “натаскивания” иммуннокомпетентных клеток против раковых клеток, или методы повышения устойчивости организма к инфекциям. К сожалению, пока нет заметных результатов генно-терапевтических вмешательств, кроме лечения тяжёлого комбинированного иммунодефицита и гемофилии, а также в редких случаях семейной гиперхолестеринемии и муковисцидоза. Относительно хорошо поддаются генно-инженерным методам лечения лизосомные болезни накопления. Напрашивается более точный синоним для обозначения генно-терапевтических манипуляций – “генное протезирование”.

\*Реальная возможность манипулирования с рекомбинантными молекулами ДНК появилась в 1974 г.

\*\*Для лечения рака и вирусных инфекций используют также синтетические олигонуклеотиды, рибозимы или кРНК (см. **РНК-интерференция**).

**Генные надсемейства.** Гомологичные гены, существенно отличающиеся по нуклеотидной последовательности.

**Генные семейства.** Группы гомологичных генов, имеющих значительные сходства в своих последовательностях. Многие белок-кодирующие гены образуют семейства. Число членов в этих семействах может исчисляться от нескольких единиц до десятков и сотен, а в некоторых случаях и тысяч генов\*. Обнаружены семейства миозиновых и актиновых генов, генов гистонов, аполипопротеинов и иммуноглобулинов (см. также **Рефлектины**). Семейства генов  $\alpha$ -глобинов представлены кластерами на 16 хромосоме, а генов  $\beta$ -глобинов кластерами на 11-хромосоме\*\*. Семейства генов возникают за счёт механизма дупликации в результате ошибок репликации и рекомбинации. Различия в процессах мутирования отдельных членов семейства постепенно приводят к появлению *мультигенных семейств*. Члены семейства могут быть локализованы не только в одной хромосоме, но и рассредоточены по всему геному.

\*Расшифровка в 2015 г генома калифорнийского двупятнистого осьминога (*Octopus bimaculoides*) показала присутствие в его геноме нескольких семейств генов, в частности, обширного семейства *протокадхеринов*, отвечающих за нейрогенез и кратковременные взаимодействия между нейронами (см. **Протокадхерины**). Генов протокадхеринов у осьминога насчитали 1800. В литературе известно только одно, ещё более обширное семейство – это семейство генов обонятельных рецепторов у слонов, коих обнаружено 2000! Кстати,

у осьминога и общее число белок-кодирующих генов больше, чем у человека, и составляет 33 тысячи, а у нас таких генов пока известно не более 26 тысяч.

**\*\***В этих кластерах наличествуют и *псевдогены* (см. **Псевдогены**).

**Генокопирование.** Явление, при котором за *сходным\** фенотипом, включая клинический, скрывается действие не только разных аллелей одного гена, но и действие разных неаллельных генов, что часто может служить источником генетического полиморфизма многих наследственных заболеваний (см. **Плейотропия, Полиморфизм**).  
Синоним – *генокопия*.

\*Ключевое слово, так как, как правило, *генокопии* фенотипически лишь сходны, но не идентичны друг другу.

**Геном** (англ. **genome**). От греч. *genos* – *род* и *om* (om) – *совокупность* (другой вариант – это использование слова *nomos* – *закон*)\*. Первоначально под *геномом* понимали полный набор генов в гаплоидном наборе хромосом, присущий данному виду, которые определяют всю совокупность признаков и свойств организма, его внешний вид и внутреннее строение. Позднее, когда стало ясно, что количество ДНК в клетках значительно больше той части, которая приходится на гены, понятие термина расширилось. В настоящее время под *геномом* подразумевают всю ДНК, содержащуюся в гаплоидном наборе хромосом, которая представляет собой сложную функциональную сеть регуляторных и транскрибируемых, а также иных последовательностей нуклеотидов. Это так называемый *ядерный геном*, а поскольку митохондрии и пластиды также содержат ДНК, то выделяют ещё митохондриальный геном и геном пластид. Отсюда *геномом* можно назвать всю совокупность нуклеиновых кислот организма. Различают совокупный геном отдельной клетки, геном организма (при этом предполагается, что весь геном особи сосредоточен в геноме отдельной соматической клетки, и этот факт является основой для реализации метода клонирования организмов), а также геном вида. Геном образно сравнивают с книгой, только эта книга способна сама себя читать и заново копировать, причём каждый новый раунд копирования (издания) осуществляется с переделками и недоделками. Буквы-нуклеотиды (символы *A, T, G* и *C*) в геноме равнозначны, значение и смысл имеют только их комбинации. Отдельные геномы различаются последовательностями символов и длиной текстов. Прочтение этих текстов, их расшифровка (секвенирование) – задача, которой призвана заниматься **геномика** – новое высокотехнологичное направление в современной биологии. Геном каждого многоклеточного организма имеет двойную историю – историю передачи от поколения к поколению (геном половых клеток) и историю передачи от зиготы к специализированным соматическим клеткам в процессе онтогенеза. Эта история при всех её перипетиях уже не передаётся потомкам, но сказывается на благополучии и судьбе особи (индивидуума) через возникновение генетических заболеваний, например, таких как рак. Геном – не просто хранилище генетической информации,

или текст, передаваемый от поколения к поколению и обеспечивающий рост, развитие и функционирование организма. Его следует рассматривать как пространственный механизм, включающий несколько взаимосвязанных частей, одна из которых – белок-кодирующие гены – только наименьшая часть (около 2 % суммарной ДНК у человека). Геном включает разные носители информации – наследственные элементы, находящиеся в областях, кодирующих различные нетранслируемые РНК\*\*, а также уровни, которые выходят за пределы линейных последовательностей нуклеотидов. Их образно называют “теневого” областью генома и этот уровень наследственности относится к *эпигенетике* (см. **Эпигенетика**). И хотя, пока ещё геном представляется нам как единое целое, очень интересно ответить на вопрос, а что же в нём самое важное, что составляет его сущность, его основу? Так ли он един, поскольку всё больше утверждается взгляд на геном, как на молекулярную структуру, напоминающую по своему поведению парламент с воющими в нём фракциями эгоистичных генов, вынужденных искать временный консенсус. И последнее, кажется, что в геноме, как в любом языке, присутствует явная избыточность, возможно обладающая некой страховочной функцией.

\*Термин *геном* впервые был введён в 1920 г. немецким ботаником Гансом Винклером (Winkler H., 1877–1945) для описания гаплоидного набора хромосом с локализованными в нём генами (На самом деле Винклер произвёл термин *геном* от понятия “гены в хромосоме” (genes in chromosome)). Следовательно, в зиготе объединяются два генома – мужской и женский. Они будут гомологичными, если линейное расположение генов в конъюгирующих хромосомах абсолютно идентично.

Первый подвергнутый секвенированию геном принадлежит бактериофагу MS2. Работа была проведена командой под руководством Уолтера Фирса из Университета Гента (Бельгия). Затем в 1977 г. с помощью техники фрагментирования ДНК (“shot-gun” sequencing) был полностью секвенирован геном фага фх174 (см. **Метод “дробовика”**).

\*\*Гены, кодирующие активные формы РНК, через которые осуществляется контроль экспрессии обычных генов.

**Геномика.** От *геном* и суффикса “ика” (по аналогии с термином *бионика*). Новая тенденция в современной биологии, направленная на анализ полных нуклеотидных последовательностей в любых геномах, на выявление генов и генных сетей. Термин *геномика* начали использовать с 1986 г. после того, как английский генетик, специалист в области изучения генома мыши Томас Родерик ввёл его для обозначения картирования, секвенирования и характеристики (аннотирования) геномов. Позднее *геномику* стали ассоциировать с любым широкомасштабным анализом биологических объектов. Конвергируя с другими научными дисциплинами геномика породила новые области знания – биомедицину и генную терапию, биоинформатику, протеомику, структурную биологию, генетическую генеалогию, социогенетику и т. д. Даже зарождается

“генетический блоггинг”, позволяющий наиболее продвинутым индивидуумам заниматься поиском генетически близких партнёров.

**Геномика сравнительная.** Раздел геномики, который занимается поиском сходства между организмами на уровне целых геномов. Хорошо известно, что существует высокая степень консервативности на уровне метаболических путей и их связей даже у организмов, далеко отстоящих друг от друга на эволюционной лестнице. Классический пример – почти полная идентичность инсулинового сигнального пути у человека и элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*)\*, обеспечиваемая генами-аналогами, присутствующими в двух разных геномах. Обнаружено, что для 30 % высококонсервативных генов\*\*, связанных с болезнями человека существуют родственные гены даже в дрожжах. Анализ сходства в последовательностях ДНК различных видов организмов открывает новые возможности в исследовании эволюционного процесса, основные проблемы которого теперь можно ставить и решать с позиций молекулярной биологии. Так в результате геномных исследований стало ясно, что киты являются более близкими родственниками гиппопотамам (бегемотам), чем гиппопотамы крупному рогатому скоту. Особенно интересные результаты даёт сравнительная геномика в установлении сходства и различий человека с ближайшими родственниками – *гоминоидами* (сиамангами и гиббонами, орангутангами, гориллами и шимпанзе)\*\*\*.

\*У элегантной нематоды обнаружен ген *daf-2*, кодирующий аналог рецептора инсулина человека (интересно отметить, что этот ген существенно влияет на продолжительность жизни червя).

\*\*Гены, участвующие в регуляции клеточного деления и репарации ДНК.

\*\*\*Уже расшифрованы геномы шимпанзе (2005 г.), а также геномы орангутанга и бонобо (карликового шимпанзе *Pan paniscus*).

**Геномика функциональная.** Область общей геномики, занимающаяся широкомасштабным систематическим анализом функционирования генов, их взаимосвязи, а также их белковых продуктов (охватывает любой подход к анализу функции генов) с использованием высокопроизводительных геномных технологий. Главная задача функциональной геномики – устанавливать точные взаимодействия между генами и их белковыми продуктами. Следует отметить, что пространственные структуры белков гораздо более консервативны, чем их первичные последовательности. Классический пример – гемоглобин и миоглобин, у которых последовательности аминокислот идентичны только на 17 %, но при этом структуры имеют поразительное сходство.

**Геномная библиотека.** Коллекция (набор) клонированных фрагментов ДНК, включающая последовательности экзонов и интронов генов, входящих в состав генома какого-либо организма (в крайнем случае, содержащая весь геном какого-либо организма) (см. **кДНК-библиотека**).

**Геномное “редактирование”.** Генно-инженерный метод, получивший название CRISPR (от названия участков ДНК у бактерий, содержащих *множественные короткие палиндромные повторы* нуклеотидных последовательностей\*). Этот подход, предложенный группой учёных под руководством Фэна Чжана (Feng Zhang, китаец) из Массачусетского технологического института (MIT) и Гарвардского университета, позволяет “редактировать” (целенаправленно исправлять или, напротив, портить) гены, изменяя их, с целью понимания функций в клетках, а также в перспективе и для терапевтических целей. Методика осуществляется с помощью поисковой системы CRISPR/Cas9\*\*, в которой уникальный по способностям, многоцелевой фермент Cas9 узнаёт нужную последовательность в геномной ДНК “по наводке” соответствующей ей РНК, играющей для него роль “гида”. Комплекс CRISPR/Cas9 перемещается по ДНК и останавливается там, где присутствует короткая целевая “сигнальная” последовательность. Здесь он локально расплетает двойную цепь ДНК и определяет комплементарен ли этот участок его РНКовой молекуле-гиду. После установления комплементарности Cas9 разрезает ДНК и в разрезанное место может встроить чужеродную ДНК. Метод уже испробован на мышах, крысах, рыбе данио\*\*\*, дрозофиле и элегантной нематоде и, конечно, на бактериях и дрожжах, а также на клетках человека в системе *in vitro* и на приматах (яванских макаках, или крабоедах (*Macaca fascicularis*)). В 2015 г. Джордж Черч (George Church) с коллегами из Гарвардского университета (США) сконструировали РНК, способную нацеливаться на ген, общий для 62 последовательностей *эндогенных вирусов свиньи*, и с помощью методики CRISPR/Cas9 разрушили потенциально опасную ДНК. Этот подход может быть полезным в случае использования органов от животного для целей ксенотрансплантации (см. **Ксенотрансплантация**). В 2016 г. в США было принято решение о проведении испытания метода CRISPR на людях с целью лечения трёх видов рака – миеломы, саркомы и меланомы. У пациентов возьмут некоторое количество Т-клеток-киллеров и подвергнут их тройному редактированию в системе *in vitro*. Согласно принятому протоколу, во-первых, в изъятые Т-лимфоциты внесут специально сконструированный ген, кодирующий белок, способный распознавать раковые клетки. Затем вырежут ген, препятствующий этому процессу, и, в-третьих, удалят ещё один ген, кодирующий белок Т-лимфоцитов, который узнаётся раковыми клетками. После трёх этапов генного редактирования изменённые лимфоциты будут возвращаться обратно в организм пациентов. В 2017 г. стало известно, что практическое применение метода направленного редактирования генома сопряжено с возникновением сотен разнообразных побочных мутаций (делеций, инсерций и однонуклеотидных замен), т. е. нецелевых генетических изменений в “целевом геноме”, что снижает генно-терапевтический потенциал метода и делает его потенциально опасным для клинического применения. В том же 2017 г. американскими

учёными\*\*\*\* из Орегонского университета под руководством бывшего нашего соотечественника Шухрата Миталипова удалось провести успешное “исправление” у человеческих эмбрионов (в момент их первого деления-дробления) дефектного гена\*\*\*\*\* миозин-связывающего белка С (MYBPC3), отвечающего за развитие тяжёлой и часто смертельной у молодых людей кардиомиопатии, связанной с гипертрофией левого, а иногда и правого желудочков сердца.

\*Акроним от англ. понятия *Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats* – короткие палиндромные повторы, регулярно расположенные группами (кластерами). Такой методический подход образно называют также “генетической микрохирургией”.

\*\*Сам генетический механизм защиты бактерий от вирусов с участием белка Cas9, позволяющий редактировать геном с высокой производительностью, был открыт у бактерий рода *Streptococcus* в 2012 г. генетиками из Института инфекционной биологии Макса Планка (Германия) в лаборатории Эммануэль Шарпентье (Emmanuelle Charpentier) совместно с Дженнифер Дудной (Jennifer Doudna) из Калифорнийского университета в Беркли (США). Комплекс CRISPR/Cas9, называемый также “редактором” – это защитный механизм, своеобразная генетическая “иммунная система”, существующая в природе у бактерий. Он позволяет бактериям *запоминать, распознавать* и эффективно *расщеплять* ДНК ранее заражавших их бактериофагов (система CRISPR сохраняет небольшие фрагменты ДНК фага, однажды осуществившего интервенцию). Однако этой системой защиты наделены только около 40 % известных бактерий. В 2018 г. (публикация в январском номере Science) израильские учёные из Института Вейцмана (Weismann Institute of Science) в крупномасштабном исследовании обнаружили ещё 10 систем генетической защиты у бактерий против фагов, включая одну систему защиты против плазмид! Новые системы были названы Zorya (Зоря) по имени божества из славянской мифологии, призванного защищать слабых, а также ряд растений под названием Зоря, например, *Legusticum levisticum* (любиста, любисток) или *Ptarmica vulgaris* (гулявица, кровавник). Дикая-зоря – кудрявый дягиль (*Angelica sylvestris*). Луговая-зоря – ряд лютиков (*Ranunculus repens, R. acris*).

\*\*\*Аквариумная рыбка данио-рерио – излюбленный объект биологов различных специальностей. В личиночной стадии рыбка совершенно прозрачна, что позволяет наблюдать её внутренние органы, включая мозг, который содержит около 100 тысяч нейронов (как у дрозофилы).

\*\*\*\*Первыми редактирование человеческих эмбрионов с помощью метода CRISPR/Cas9 провели китайские учёные.

\*\*\*\*\*При этой генетической патологии в гене выпадают четыре пары оснований, т. е. имеется небольшая делеция.

**Геномные браузеры.** От англ. browse – *прочитывать быстро, пролистывать*. Программы просмотра, осуществляющие визуализацию

данных по всему геному. Позволяют пользователю перемещаться на экране между изображениями, демонстрирующими геном на разных уровнях разрешения – от хромосомного (по отдельным сегментам с указанием генов и маркёров) до мононуклеотидного уровня.

**Геномный импринтинг.** От англ. imprinting – *впечатление* < imprint – *запечатлеть, отпечатывать*. Эпигенетический феномен селективной экспрессии генов, проявляющийся в том, что некоторые гены несут на себе метку (как графу в паспорте), указывающую место рождения гена (parent-of-origin effect), т. е. происхождение гена от отца или от матери. Известно, что для большинства генов отцовский и материнский аллели, расположенные на гомологичных хромосомах, “включаются” или “выключаются” одновременно и равноправно. Импринтинг нарушает это равенство. Другими словами, импринтинг обуславливает различие в функционировании генетического материала, полученного от матери и от отца (дифференциальная экспрессия родительских аллелей). Геномный импринтинг – это *влияние пола родителя* на транскрипцию (экспрессию) унаследованного от него аллеля и даже влияние на характер наследования гена. У некоторых импринтированных генов экспрессируется только та копия гена, которая получена от отца, а “материнский” аллель молчит. Для других генов импринтинг может быть противоположного типа. Поэтому в некоторых тканях работают не оба гена, а предпочтительно отцовский или материнский аллели. В результате этого мутации, находящиеся в одном и том же гене, могут проявляться по-разному, в зависимости от того, отцовское или материнское происхождение у гена. Так у человека ген IGF-II (инсулиноподобный фактор роста) в норме импринтирован, и материнская копия гена “молчит”. Интересно отметить, что у 40 % людей, страдающих sporadическим раком прямой кишки, отсутствует импринтинг гена IGF-II. Не все хромосомы содержат участки (гены), подверженные импринтингу. Установлено, что импринтинг свойственен 7-, 11-, 14- и 15-ой хромосомам (см. также **Синдром Ангельмана, Синдром Прадера-Вилли**). Синоним – *импринтинг генов (половой)* (см. **Импринтинг, Импринтинг генов (половой), Пузырный занос, Эпигенетика**).

Открытие явления импринтинга генов вызвало во второй половине XX века глубокий кризис классической генетики (менделизма, вкупе с дарвинизмом), первым толчком к которому послужило открытие так называемых “прыгающих генов”, сделанное ещё в начале 40-х гг. XX века Барбарой МакКлинток (см. **Транспозиция**).

**Геномные клоны ДНК.** Последовательности геномной (хромосомной) ДНК, клонированные в составе какого-либо подходящего вектора.

**Геномный паспорт.** Геномная идентификация индивида, позволяющая проводить генную диагностику и индивидуальный подбор методов лечения и лекарственных средств (фармакогенетический подход). Геномная паспортизация также позволяет создавать индивидуальные

банки тканей и клеток. Геномные паспорта создаются на основе главного биоэтического принципа – “информированного согласия”.

**Генотип\*** (англ. **genotype**). От греч. *genos* – *род* и *typos* – *образец, отпечаток*. Понятие классической генетики, означающее всю совокупность генов конкретного организма (буквально, генетическое строение организма), имеющих фенотипическое проявление\*\*. Понятие также используется по отношению к комбинации генов в любом отдельном локусе или в группе локусов. Генотип определяет *норму реакции* организма при различных условиях среды. Плодовитые особи с определённым генотипом оставляют след своим геномом в генофонде популяции или вида. В более широком смысле, генотип – совокупность всех наследственных факторов организма, входящих в *геном, плазмон* и *пластом* (последнее понятие относится к растениям). Ещё в 30–40-е годы XX века Н. В. Тимофеев-Ресовский и М. Е. Лобашев чётко сформулировали, что генотип не сумма, а *система генов*, причём – целостная система взаимодействующих генов. Это следует из того, что один ген часто может влиять на многие признаки (см. **Плейотропия**).

\*Термин был введён в 1909 г. датским ботаником Вильгельмом Людвигом Иогансенем (W. L. Johannsen, 1857–1927).

\*\*Широко известна старая формула: *генотип ассигнует, фенотип реализует* (см. **Фенотип**).

**Генотоксический.** Понятие означает вещество или фактор, нарушающий структуру ДНК. Следствием генотоксического действия является фенотипически проявляемая мутация или возникновение опухоли.

**Генофонд.** От греч. *genos* (*genus*) – *род* и фр. *fond* < лат. *fundus* – *основание, запас, накопление*. Совокупность всех генов, содержащихся в популяции или в целом биологическом виде, характеризующихся свободным скрещиванием особей. Термин предполагает свободную циркуляцию генов в популяции во всей их массе. Чем больше генофонд вида, тем выше его устойчивость к неблагоприятным условиям среды. Устойчивость возникает в результате отбора, действующего на основе предоставляемой генофондом изменчивости (при этом, чем больше генофонд, тем выше вероятность выбрать что-то наиболее подходящее). Невероятная устойчивость (резистентность) насекомых-вредителей к любым вновь создаваемым инсектицидам (пестицидам) обусловлена огромным генофондом очень плодовитых популяций вредителей. Синоним – *генетический фонд* (единый генофонд вида).

**Генофор.** От греч. *genos* – *род* и *phoresis* – *перенесение*. Бактериальная кольцевая “хромосома”. Например, у *E. coli* М. масса генофора составляет  $4 \cdot 10^9$  Да, а периметр кольца – 1,6 мм.

**Гентамицины.** Аминогликозидные антибиотики (комплекс антибиотиков), синтезируемые различными штаммами *Micromonospora*. Обладают широким спектром действия, подавляя рост как грамположительных, так и грамотрицательных бактерий. Широко

использовались при культивировании тканей и клеток *in vitro* (см. **Аминогликозиды**). Синоним – *гарамицин*.

**Гентильный.** От лат. *gentilis* – *родовой*. Принадлежащий к одному и тому же роду.

**Генуинный.** От лат. *genuinus* < *genus* – *природный, истинный* (*genus* (*genus*) – *род*). Самопроизвольный или врождённый (о первично возникающих, врождённых болезнях). В качестве примера можно назвать *генуинную эпилепсию*, когда нет никаких причин предполагать первичное заболевание мозга, вызывающее эпилепсию, или генуинный (первичный) амилоидоз. Синоним – *идиопатический* (см. **Идиопатический**).

**Гены “аварийности”.** Образное название генов, аллели которых приводят к замедлению передачи импульсов между нейронами. Для носителей этих генов свойственна способность внезапно “попадать” в сумеречную зону сознания и засыпать.

**Гены дикого типа.** Аллели (гены), обычно встречающиеся в природе (не мутантные гены).

**Гены гомологичные.** От греч. *homologos* – *имеющий сходное строение*. Гены, одинаковые у разных организмов. Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова, основой которого является утверждение, что одинаковые мутации возникают в одинаковых генах, и является отражением существования одинаковых генов у разных организмов. Значительной гомологией обладают гены “домашнего хозяйства” такие как, например, гены гистонов, гены белков теплового шока, гены рибосомных РНК. Часто гомологией обладают и отдельные домены в генах, например, гомеодомены или хромодомены.

**Гены диверсифицированные.** От лат. *diversificatio* – *стремление к разнообразию* < *diversus* – *разный, различный*. Аллельные гены, различающиеся по происхождению (соответственно, отцовские или материнские гены) и по-разному считываемые, или только с отцовской, или только с материнской хромосомы. *Диверсификация* генов может быть объяснена различной степенью метилирования (деметиличивания) разных хромосом, или их различных участков. Именно она создаёт главные трудности на пути процедуры клонирования (метиличивание “выключает” в соматических клетках гены, необходимые для развития, и не нужные взрослому организму). Поэтому термин *диверсификация генов* относится к не очень точным по содержанию терминам. Термин *диверсифицированные гены* используется для объяснения определённых случаев импринтинга генов. Некоторые авторы рассматривают это явление как *половой антагонизм* (согласно так называемой “Теории эгоистичных генов”) (см. **Импринтинг генов (половой)**).

**Гены “домашнего хозяйства”.** Генетически стабильные гены\*, которые по общим представлениям экспрессируются в клетках всех типов. К ним относятся гены, кодирующие белки и РНК, необходимые для выполнения центральных, жизненно важных функций, например, таких

как транскрипция и трансляция, или энергетический метаболизм. Отличаются от *тканеспецифических генов*, экспрессирующихся только в специализированных клетках. Например, гены, кодирующие гемоглобин (гены  $\alpha$ - и  $\beta$ -глобулинов), активны только в клетках, образующих эритроциты (см. **Гены “роскоши”**). Синонимы – *хаускипинг-гены* (от англ. housekeeping – *домашнее хозяйство*), *обязательные гены*.

\*Универсальность, функциональная эквивалентность и гомологичность этих генов делает их надёжными филогенетическими маркерами (см. **“Молекулярные хронометры”**).

**Гены импринтированные.** Гены, активность которых у потомства зависит от пола родителя, от которого они были получены. В участках генома, подверженных импринтингу, экспрессируется только отцовский или материнский аллель (моноаллельная экспрессия). И происходит это за счёт механизма эпигенетической модификации ДНК и гистонов. Считается, что половой импринтинг возник как механизм, позволяющий сбалансировать конкурентную активность мужского и женского геномов в развивающемся эмбрионе. В связи с этим следует отметить, что у плацентарных животных генов, подверженных импринтингу, значительно больше, чем у сумчатых, у которых продолжительность внутриутробного развития эмбриона намного короче. Так, например, у бандикутов беременность продолжается всего 12,5 суток (см. **Геномный импринтинг, Импринтинг генов (половой), Биаллельная экспрессия**).

\*В плаценте у мыши импринтингу подвергаются примерно 140 белок-кодирующих генов, образующих небольшие кластеры, состоящие из нескольких генов (до 12-ти). Эти кластеры содержат области, называемые ICE (imprinting control element), и контролирующие импринтинг.

**Гены конститутивные.** Постоянно активные гены, продукты которых образуются всегда в одинаковых количествах.

**Гены-маркёры.** Аллели любых генов, используемых в эксперименте. Классические маркёры у человека – гены полиморфных белков, HLA антигены. При получении ГМО гены-маркёры помогают отделять трансгенные растения от обычных растений (см. **Трансгенные организмы**). Ранее при получении ГМО в качестве маркёрных генов использовали гены устойчивости к некоторым антибиотикам\* (к счастью, антибиотикам первого или второго поколения, например, канамицину и гентамицину, которые уже почти не используются в клинической медицине). В настоящее время используются другие гены-маркёры, позволяющие растению питаться необычными сахарами (например, усваивать сахар маннозу).

\*Этот факт вызывает определённые опасения в связи с тем, что существует некая *минимальная опасность* переноса этих генов микрофлоре, обитающей в кишечнике человека и животных. Для предотвращения такой опасности после отбора трансгенных растений проводят процедуры “выщипывания” этих генов химическим путём.

**Гены с “материнским эффектом”.** Гены-регуляторы развития, активные только в организме самок (их транскрипция идёт во время образования яйцеклетки) и влияющие на процесс эмбрионального развития потомства. Продукты этих генов (мРНК) депонируются в яйце, распределяясь специфическим образом, и определяют пространственные оси развития эмбриона – задне/переднюю (продольную) и дорсально/вентральную (поперечную). Так мРНК гена *bicoid* (от лат. *bi* – дважды и сокращение от англ. *coincide* – равняться, совпадать) локализована на переднем полюсе яйца и с началом эмбриогенеза транслирует белок, диффундирующий от места синтеза в прилежащей к плазмалемме яйцеклетки зоне цитоплазмы, и создающий “направительный” градиент. Продукты других генов с “материнским эффектом” представляют собой ДНК-связывающие белки (транскрипционные факторы), стимулирующие или подавляющие экспрессию зависимых от них генов (создают иерархическую систему эмбриональных генов) (см. **Гены сегментации, Гомеозисные гены**).

**Гены-модификаторы.** От фр. *modification* < лат. *modificatio* – *видоизменение, преобразование* чего-либо с появлением новых свойств. Название, данное генам, чья активность может предотвращать фенотипическое проявление мутантной аллели, т. е. предотвращать развитие генетической патологии. Такие гены могут обуславливать явление *неполной пенетрантности*, или явление “проскакивания” (см. **Пенетрантность**). В общем смысле термин относится к генам, изменяющим эффекты других генов. Сейчас уже стало ясно, что большинство генов модифицируют фенотипическое влияние других генов.

**Гены-модуляторы.** От лат. *modulatio* – *мерность, размерность*. Гены, способствующие распространению опухолей в организме, но не относящиеся к группе трансформирующих генов.

**Гены молчание.** Гены, соответствующие по структуре нормальным генам, но не экспрессирующиеся. Возникают также при переносе в чужой геном без соответствующих регуляторных элементов.

**Гены-мутаторы.** Особые гены, мутации в которых резко увеличивают спонтанную мутабельность. Так у *E. coli* гены *mutS*, *mutL* увеличивают частоту мутаций в сотни, а *mutT*, *mutH*, *mutD* сотни тысяч раз. Функционально эти гены связаны с генами репликации, репарации и рекомбинации ДНК. Механизмы, защищающие популяцию от гибели в результате катастрофических изменений среды обитания, строятся на основе генов мутаторов и наборов подвластных им генов. Гены мутаторы, попадая под действие отбора, в экстремальные периоды жизни популяции спасают её от гибели, резко увеличивая частоту появления мутантов. Другими словами, функция генов-мутаторов заключается в увеличении разнообразия мутантов, поступающих в распоряжение вида, которые, в свою очередь, подпадают под действие отбора. Именно положительный отбор выявляет тех особей, которые способны выжить

и воспроизвести потомство. В этом заключается сущность механизма генетического контроля эволюционного процесса (см. **Мутатор и Трансмутаторы**)

**Гены объединения.** Иначе, *Rax*-гены. От лат. *rax* – *мир, мирный договор*. Группа генов индивидуального эмбрионального развития. Например, *Rax-6* ген управляет развитием глаз мыши и идентичен соответствующему ему “гену безглазия” дрозофилы (см. **Эмбриогенез**). Синоним – *объединяющие гены*.

**Гены опухолевые супрессоры (TSG).** От лат. *suppressor* – *укрыватель, подавитель*. Группа нормальных клеточных генов, подавляющих развитие опухолей. К ним относятся дикие аллели целого ряда генов-супрессоров, например, таких как *TP53* (иногда его обозначают как *p53*), *Rb*, *ARF*, *APC*. Так ген *p53* носит образное название “страж генома”. Его продукт – нормальный белок *P53* останавливает пролиферацию клеток, в которых повреждена (или фрагментирована) ДНК, включая механизм остановки клеток в  $G_1$ -периоде, вплоть до завершения процесса репарации. Если репарацию осуществить не удаётся, *P53* как фактор транскрипции запускает процесс апоптоза. Показано, что клетки половины различных видов опухолей человека содержат мутантный, утративший свои функции ген *p53*, и именно такие опухоли резистентны к химио- и радиотерапии, поскольку клетки опухоли убивает не химио- и радиотерапия, а включаемая ими экспрессия белка *P53*, который и запускает самоликвидацию дефектных опухолевых клеток.

Другой ген *Brc-2* (*breast cancer associated gene 2*) – ген, ассоциированный с развитием рака молочных желёз и яичников\*. Дикий тип гена подавляет развитие рака груди, участвуя в процессах репарации ДНК. Продукт гена – ядерный фосфопротеин (1863 аминокислотных остатка), регулируемый в зависимости от клеточного цикла. Инактивация обоих аллелей гена приводит к злокачественной трансформации клетки. Герминальные мутации увеличивают вероятность возникновения различных злокачественных заболеваний. Ген *par-4*, первоначально обнаруженный в начале 1990-х гг. у круглых червей (*Caenorhabditis elegans*), а затем и в предстательной железе у человека. Этот ген активен во многих клетках и участвует в регуляции апоптоза (запускает гибель именно опухолевых клеток, т. е. характеризуется высокой избирательностью действия). Показано, что у трансгенных мышей специальной линии, изначально подверженных раку простаты, несущих этот ген, не удаётся вызвать экспериментально никакие опухоли. Ген *USP25* обнаружен в 21 хромосоме здоровых клеток лёгких и отсутствует в клетках опухолей лёгких. Установлено, что при болезни Дауна резко снижается риск возникновения рака лёгких, поскольку из-за трисомии по 21 хромосоме имеется лишняя копия гена *USP25* (см. **Антионкогены, Гены-супрессоры, Ретинобластома**). Синонимы – *гены подавители опухолей, антионкогены, гены-супрессоры*.

\*Ген впервые был обнаружен в 1994 г. при изучении нескольких исландских семей, в которых у женщин в нескольких поколениях встречался рак молочной железы. В среднем мутации в генах *Brcs-1* (хромосома 17) и *Brcs-2* (хромосома 13) обнаруживаются у 2–5 % женщин и указывают на высокую степень риска ( $> 80$  %) раннего возникновения (в возрасте до 50 лет) рака молочных желёз и яичников. Благодаря инбридингу у евреев ашкенази также наблюдается высокая частота встречаемости заболевания, которая связана с генетической чистотой и неприятием браков с иноверцами (см. **Инбридинг**).

**Гены перемешанные.** От англ. понятия “scrambled genes”. Гены микронуклеуса у инфузорий класса *Spirotrichea*, порядок расположения экзонов (MDS-последовательности) в которых в буквальном смысле перепутан (перемешан)\*. При созревании макронуклеуса в процессе удаления IES расположение MDS восстанавливается в нужном порядке (см. **Макронуклеус**).

\*Феномен был обнаружен американским биологом Дэвидом Прескоттом (D. Prescott et al., 1989) при изучении гена актина I у *Oxtricha nova*.

**Гены полярности сегментов.** Эмбриональные гены-регуляторы, встроенные в иерархическую систему генов развития. Примером может служить семейство генов хеджхог (*hedgehog*), активных в дистальных (удалённых, или краевых) частях сегментов (см. **Гены с “материнским эффектом”**, **Гены сегментации**, **Гомеозисные гены**). Синоним – *сегментополярные гены*.

**Гены “прыгающие”.** Образное название *мобильных генетических элементов* (МГЭ, или транспозонов), способных к перемещению (*транспозиции*) по геному\*, или другими словами, встраиванию в новые зоны генома, в том числе и в отдельные гены, нарушая их работу, с фенотипическими эффектами, присущими мутациям (см. **Транспозиция**). Интересно отметить, что “прыгающие” гены у человека довольно редко приводят к мутационным эффектам, тогда как у мышей до 10 % всех мутаций связаны с активностью транспозонов. Синонимы – *диспергированные генетические элементы*, *транспозоны* (сюда же относятся и *ретротранспозоны*).

\*Американский генетик Барбара Мак-Клинток (Barbara McClintock, 1902–1992) из лаборатории в Колд Спринг Харбор в начале 1940-х гг. обнаружила, что под влиянием стресса управляющие элементы (определённые последовательности ДНК) в геноме у кукурузы способны к перемещению или *транспозиции*, запуская или тормозя (“включая” или “выключая”) работу генов в новом участке своего встраивания. В результате своих экспериментов Мак-Клинток получила початки кукурузы, отдельные зёрна в которых различались по цвету (генетический мозаицизм, обуславливающий мозаицизм цветовой). Только в 1983 г. Мак-Клинток была удостоена за эту работу Нобелевской премии.

**Гены разъединения.** Иначе, *Gap*-гены\* – группа генов индивидуального эмбрионального развития. Синоним – *разъединяющие гены*.

\*От англ. *gap* – *промежуток, разрыв*.

**Гены “роскоши”.** Образное название генов, кодирующих белки, синтезирующиеся только в специализированных клетках (клетках определённого типа дифференцировки). Как правило, такие белки продуцируются в больших количествах. Синоним – *специализированные гены*.

**Гены сегментации.** От лат. *segmentum* – *отрезок*. Гены-регуляторы эмбрионального развития, наиболее хорошо изученные у насекомых (у *Drosophila melanogaster*), принимающие участие в реализации пространственной информации, закодированной генами с “материнским эффектом” (см. **Гены с “материнским эффектом”**). Гены сегментации кодируют развитие частей (сегментов), из которых состоит тело насекомого. Подразделяются на несколько групп: *gap genes*, *pair-rules genes*, *segment polarity genes*, которые образуют согласованную систему, делящую эмбрион на более мелкие сегменты.

**Гены семейства хеджхог (*hedgehog*).** Относятся к группе *сегментополярных* генов (морфогенов). Молекулярная функция генов *хеджхог* заключается в том, что их белки взаимодействуют с другим белком – репрессором, блокирующим промотор *декапентаплегального гена* и освобождают его для транскрипции. Название *hedgehog genes* – “*гены ёжики*”, получили из-за внешнего вида личинок мушки-дрозофилы, несущих дефектный ген. У таких личинок симметричные отростки конечностей не дифференцируются на переднюю и заднюю части, в результате чего личинка оказывается покрытой колючими выростами, делающими её похожей на ежа (см. **Ген “Sonic hedgehog” (Shh)**). Остальные гены семейства, обладающие аналогичными функциями, названы либо в честь реальных представителей семейства ежевых, например, *indian hedgehog* (“индийский ёж”), *desert hedgehog* (“пустынный ёж”, или “ушастый эфиопский ёж”), *moonrat hedgehog* (гимнура\*), либо в честь сказочных ежей (*tiggywinkle hedgehog*). Интересно отметить, что базовый механизм действия генов **хеджхог** одинаков от акул и скатов до цыплёнка и человека. И если у рыб ген “Sonic hedgehog” отвечает за формирование плавников, то у нас – за формирование кисти (стопы) и пальцев. Другими словами, образование важнейшего отличительного органа человека – руки определяется сохранившейся в нас “внутренней рыбой”\*\* (см. **Акантостега**). Интересно отметить, что случаи многопалости (*polydactyly*), выявленные в некоторых семьях, связаны с однонуклеотидными заменами в области генома, представляющей собой энхансер ZRS гена “Sonic hedgehog”, расположенный на *q* плече 7-ой хромосомы.

\*Хвостатое млекопитающее семейства ежевых (длина хвоста до 20 см при длине тела до 45 см), обитающее в Юго-Восточной Азии.

**\*\***Обнаружены окаменелости древнейшей рыбы девонского периода, имевшей шею и получившей название “Тиктаалик” (с эскимосского языка – *огромная рыба*), от которой, по-видимому, произошли первые земноводные. Отличительной особенностью этой рыбы были плавники, похожие на конечности, содержащие сформированные кости запястья. С анатомической точки зрения такая рыба могла бы отжиматься на плоскости. Возможно, что именно эти рыбы выбрались из воды, а две пары плавников у их потомков превратились в конечности, и всё это происходило под управлением гена *Sonic hedgehog*. Интересно отметить, что при усилении действия сигнала гена у человека формируется шесть пальцев, при выключении, напротив, пальцев образуется меньше.

**Гены “сервирины”.** От англ. survive – *пережить, выдержать*. Гены, предотвращающие апоптоз раковых клеток. Могут быть главной мишенью фармакологической атаки при терапии опухолевых заболеваний.

**Гены “сироты”.** Образное название генов, локализованных в геноме человека, функции которых ещё неизвестны.

**Гены структурные.** Истинные гены, кодирующие белки\*. По современным оценкам в геноме человека всего около 26 тысяч структурных генов. Возможно, что в действительности их больше, но они не поддаются быстрой идентификации по разным причинам. Во-первых, они могут экспрессироваться на очень низком уровне или в ограниченных типах клеток (тогда их трудно заполучить в кДНКовые библиотеки). Во-вторых, они могут быть атипичными и не узнаются компьютером с помощью определённых алгоритмов. В-третьих, могут быть пропущены очень большие по размеру гены, содержащие маленькие экзоны. В-четвёртых, малые гены могут быть “спрятаны” внутри *интронов* генов большого размера. Поэтому создание полного и точного каталога генов человека может потребовать много времени и усилий. Следует отметить, что белок-кодирующие гены в процессе эволюции изменяются медленнее, чем окружающие их некодирующие области генома, и всё же, геном, достигающий нового поколению организмов, каждый раз “переиздаётся” с *недоделками, переделками и изменениями*.

\*Иногда к структурным генам относят и гены, кодирующие РНК. В то же время структурные гены как бы противопоставляются регуляторным генам.

**Гены-супрессоры.** От лат. suppressor – *укрыватель, подавитель*. Регуляторные гены, подавляющие пролиферацию клеток, через активацию ингибиторов циклин-зависимых киназ. Одним из наиболее важных контролёров, участвующих в регуляции деления соматических клеток, является ген *TP53*, активирующийся в ответ на повреждение ДНК, а также в ответ на другие стрессорные для клетки ситуации и кодирующий белок P53, который, в свою очередь, подавляет пролиферацию клеток и запускает процесс апоптоза. У человека и многих изученных млекопитающих в геноме присутствует только одна копия гена *TP53*, в то время как у слонов обнаружены 20 копий гена. К тому же только

у слонов и их предков есть очень древний некодирующий ген, считавшийся молчащим\* и получивший обозначение *LIF6*, который активируется под воздействием гена *TP53* при первых признаках повреждения генома клетки (см. **Парадокс Пето**).

С помощью линии генетически модифицированных мышей, характеризующихся высокой предрасположенностью к раку, установлено, что у человека на хромосоме 18 расположены многие гены-супрессоры (см. **Гены опухолевые супрессоры (TSG)**).

\*Исследование эволюционной истории генома слонов показало, что 59 млн. лет назад, когда у предков современных слонов происходило увеличение размеров тела древний ген *LIF6* “возродился” и стал активным. Это, по-видимому, привело к тому, что слоны оказались устойчивыми к возникновению опухолей (вероятность возникновения которых должна возрастать по мере увеличения массы тела (с увеличением числа клеток)).

**Гены, сцепленные с полом.** Гены, локализованные в половых хромосомах. \_\_\_Впервые обнаружены профессором Колумбийского университета Томасом Хантом Морганом в экспериментах по скрещиванию полученных им же мутантных белоглазых дрозофил с дикими красноглазыми мушками. На основании своих экспериментов Морган сделал вывод, что ген белых глаз является рецессивным и сцеплен с X-хромосомой.

Интересно отметить, что со временем Т. Х. Морган оставил генетику и, переехав в Калифорнийский институт в Посадене, вернулся к эмбриологии.

**Гены теплового шока.** Гены, активирующиеся в ответ на повышение температуры тела, а также при других экстремальных состояниях организма, приводящих к стрессу. Обнаружены у всех организмов. В группу генов теплового шока входят *шапероны* (см. **Шапероны**).

**Гены чувствительности к фенилтиокарбамиду (ФТК).** Гены, кодирующие рецептор ФТК. Фенилтиокарбамид – эталонное вещество чувствительности к горькому вкусу. 75 % жителей Земли находят ФТК очень горьким веществом, а остальные 25 % реагируют на него по-разному, вплоть до полной нечувствительности, в результате обладания изменёнными вариантами гена чувствительности к ФТК. Способность ощущать горький вкус – защитный механизм, возникший в процессе эволюции и оберегающий людей от употребления в пищу ядовитых растений, поскольку многие токсические вещества, например, гликозиды и алкалоиды имеют горький вкус (см. **Антифиданты**). У африканцев, проживающих к югу от Сахары, обнаружили семь вариантов гена ФТК. Напротив, в популяциях, проживающих за пределами Африки, встречаются только две крайние формы (сверхчувствительность к ФТК и нечувствительность) и лишь ещё одна африканская форма встречается спорадически. Оставшиеся четыре формы гена ФТК за пределами Африки не встречаются. Эти наблюдения позволяют отслеживать пути миграции

из Африки первых человеческих субпопуляций (см. **Мутации-основателя**).

**Гены эмбрионального развития и морфогенеза.** Сложная иерархическая система генов-регуляторов, активных в эмбриональный период развития организма (определяют характер развития органов и тканей). Включает три класса генов: 1. *Гены полярности яйца* с так называемым “*материнским эффектом*”. 2. *Гены сегментации*. 3. *Гомеозисные гены*. В систему генов эмбрионального развития входят обширные группы генов, получивших экзотические названия. 1. Английские – бесхвостый (*tailless*), гигант (*giant*), горбун (*hunchback*), зазубренный (*engrained*), змея (*serpent*), кактус (*cactus*), остаточная бахрома (*radical fringe*), огурчик (*gurken*), оскар (*oskar*), парно-пропущенный (*even skipped*), флюгер (*windbeutel*), хромой (*huckebain*). 2. Немецкие – калека (*Krüppel*), карапуз (*Knirps*). 3. Японские – *fushi tarazu* (см. **Морфогенез**). Синоним – *морфогены*.

**Геобиоз.** От греч. *gē* (*gēo, geos*) – *земля* и *bios* – *жизнь*. Совокупность организмов, обитающих в почве.

**Геонемия.** От греч. *gēo* – *земля* и *onoma* – *имя*. Раздел биогеографии, занимающийся описанием мест обитания организмов.

**Геод.** От греч. *gēo* – *земля* и *eidōs* – *сходство, вид*. 1. Пространство, заполненное лимфой. 2. Пространство вблизи суставной части кости, напоминающее кисту (рентгенологически выявляется при подагре).

**Геокарпия.** От греч. *gēo* – *земля*, *karpos* – *плод* и *-ia* – *условия*. Способ распространения плодов растений путём внедрения завязи в почву.

**Геоксилый.** От греч. *gēo* – *земля* и *xylon* – *древесина*. Настоящие кустарники, у которых образование новых скелетных осей замещения идёт не только в процессе кущения, но и путём подземного ветвления. При этом образуются подземные одревесневшие оси, так называемые *ксиллоподии* (от греч. *xylon* – *древесина* и *podos* – *нога*), из почек которых вырастают надземные оси.

**Геофагия.** От греч. *gēo* – *земля* и *phagos* – *пожирать*. 1. Употребление человеком в пищу земли, глины, золы, грязи и минеральных выделений на камнях с лечебными, религиозными или иными целями. Геофагия – довольно распространённая практика в культуре многих народов в разных уголках Земли. Так в Южно-Африканской Республике (ЮАР) очень широко распространена древнейшая традиция поедания определённых (якобы целебных) видов глины. Практически 100 % беременных женщин в ЮАР употребляют в пищу глины вместо препаратов, привычных нам, таких как глюконат кальция или кальций-Д<sub>3</sub>-никомед. Следует отметить, что глины относятся к нанопористым материалам и поэтому могут быть очень хорошими сорбентами. В то же время, именно поэтому их химический состав может быть чрезвычайно разнообразным, вплоть до очень вредного для здоровья человека. 2. Животные также поедают глины для детоксикации организма или восполнения дефицита некоторых минералов. Известны два вида

попугаев ара, обитающих в бассейне Амазонки, поедающие особый вид береговой глины для нейтрализации токсинов, попадающих в организм с ядовитыми плодами. Паукообразные обезьяны, пекари и тапиры также регулярно поглощают эту глину, получая из неё недостающие в пище минералы.

**Геофиты.** От греч. *gēo* – земля и *phyton* – растение. Растения, имеющие подземные органы (части) для запасания питательных веществ, позволяющие им переживать засушливый или холодный периоды года. Типичные геофиты – луковичные, корневищные, клубневые и клубнелуковичные растения. Считается, что благодаря обильно растущим эндемичным геофитам, характерным для прибрежного “рога изобилия”, расположенного на территории южного побережья Африки\* удалось пережить ледниковый период, протекавший с 195 тыс. по 123 тыс. лет назад нескольким популяциям (или одной!) древних людей вида *Homo sapiens*, от которых в дальнейшем произошли все современные люди.

\*Капская флористическая область. В этой местности распространены два типа биотопов – *финбош* и *реностервельд*, образованные кустарниками и легкоперевариваемыми геофитами, доступными для питания людей круглый год.

**Гепарин.** От греч. *hepar* (*hepatos*, *hepat*) – печень. Естественный антикоагулянт\*, содержащийся во многих тканях (например, в печени и лёгких), постоянно циркулирующий в крови и препятствующий её свёртыванию в сосудах. Представляет собой смесь полисульфатированных эфиров глюкозаминогликанов (*гепарансульфатов* из группы кислых мукополисахаридов). Гепарин является также основным компонентом внеклеточного матрикса (матрикса, покрывающего клеточную поверхность); образуется из сульфатированных *d*-глюкуроновой кислоты и *d*-глюкозамина. При гидратации молекулы мукополисахаридов резко увеличивают свой объём. Гепарин, как и другие полисахариды, связывая ионы кальция, проявляет (в сочетании с кофакторным белком сыворотки крови) выраженные *антикоагулянтные* свойства. Он подавляет образование и действие *тромбина*, формируя комплекс с *антитромбином* III. Поэтому гепарин используется как естественное противосвёртывающее терапевтическое средство – *антикоагулянт*, проявляющий *антитромбиновое* и *антипротромбиновое* действие (препятствует агрегации тромбоцитов и способствует рассасыванию тромбов). При переходе клеток в состояние пролиферативного покоя количество гепарина на клеточной поверхности возрастает (гепарин – один из важнейших маркёров состояния пролиферативного покоя клеток) (см. **Мастоциты**). Наконец, гепарин способен связывать токсические вещества в тканях.

\*В наибольшем количестве гепарин присутствует в печени и лёгких. Особенно много гепарина содержится в тучных клетках и базофилах. Впервые гепарин был выделен из печени собаки (откуда и получил свое название), а затем из кишечника свиньи. Противосвёртывающее действие

гепарина подавляют протамины (являются антидотами гепарина), образующие с гепарином малодиссоциирующие комплексы (см. **Протамины**).

**Гепариназа.** От греч. *hepat* – *печень* (гепарин) и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, расщепляющий кислые полисахариды семейства гепарина. При таком расщеплении из внеклеточного матрикса высвобождаются факторы роста, поскольку гепарин способен связывать многие факторы роста.

**Гепаталгия.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень*, *algis* – *боль* (англ. *a pain*) и *-ia* – *условия*. Печёночная боль. Синоним – *гепатодиния* (*hepatodynia*).

**Гепатаргия.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень*, *ergon* – *работа* и *-ia* – *условия*. Печёночная недостаточность.

**Гепатиколитотрипсия.** От греч. *hepatikos* – *печёночный*, *lithos* – *камень*, *tripsis* – *переваренный* и *-ia* – *условия*. Разрушение желчных камней в печёночном протоке без операционного вмешательства с помощью литотриптора.

**Гепатит.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление печени различной этиологии (токсическое или вирусное).

**Гепатит вирусный.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и суффикса “ит”, обозначающего воспаление. Инфекционное заболевание печени\*, вызываемое несколькими *гепатотропными* вирусами: 1. Вирусный гепатит типа А (*болезнь Боткина*, или инфекционная желтуха) вызывается вирусом гепатита А, с коротким инкубационным периодом. Имеет фекально-оральный путь заражения и протекает с выраженной желтухой (иктеричностью склер, ладоней, кожи). Этот вирус после излечения элиминируется из организма. Гепатит А подразделяют на: а). Активный хронический гепатит, сопровождающийся хроническим воспалением в области ворот и распространяющийся на паренхиму печени. Приводит к постгепатитному циррозу. б). Безжелтушный вирусный гепатит – относительно умеренный гепатит.

2. Вирусный гепатит типа В. Инфекция с длительным инкубационным периодом, вызываемая вирусом гепатита В. Как правило, заражение происходит при контакте инфекционного материала с кровью, но вирус может также попасть от заражённого человека к здоровому со слюной, слезами, слизистыми выделениями через повреждённую кожу и слизистые оболочки (половым путём). Нет перекрёстного иммунитета с гепатитом А. Вирусы гепатита В сохраняются в организме заражённого человека долгие годы или даже всю жизнь\*\*. Синонимы – *сывороточный* (*serum H*), *парентеральный*, *посттрансфузионный*, *инокуляционный*, “желтуха шприцевая” и “желтуха прививочная”. 3. Вирусный гепатит С встречается в 4 раза чаще, чем В. По данным ВОЗ на планете им заражены более 1 млрд. человек. Как правило, вирус передаётся через кровь, но может также попасть от заражённого человека к здоровому

со слюной, слезами, слизистыми выделениями через повреждённую кожу и слизистые оболочки (половым путём). В 80 % случаев заболевание протекает бессимптомно. Острый гепатит в 70-80 % случаев переходит в хроническую форму, которая со временем приводит к раку или циррозу печени. 4. Посттрансфузионный “не-А” и “не-В” гепатит (NANB). Вызывается инфекционным агентом, отличающимся по антигенам от вирусов гепатита А и В, протекает умереннее гепатита В. 5. Вирусный гепатит типа D (дельта гепатит). Вызывается человеческим дельта-вирусом. Встречается в форме коинфекции (одновременное наличие вирусов В и D) и суперинфекции (на фоне инфекции вирусом В происходит заражение вирусом D), что приводит к возникновению очень тяжёлого хронического гепатита.

\*Инфекция протекает с лихорадкой, желтухой, тошнотой и рвотой, с воспалением печени и некрозом гепатоцитов.

\*\*Интересно отметить, что один из поверхностных антигенов вируса гепатита В подавляет экспрессию гена  $\beta$ -интерферона, что делает организм беззащитным уже на ранних стадиях инфекции.

**Гепатический.** От греч. *hepatikos* – *печёночный*. Относящийся к печени.

**Гепатобластома.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень*, *blast* – *росток* и *ома* – *вздутие, опухоль*. Злокачественная опухоль, чаще возникающая у детей и состоящая из эмбриональной ткани (напоминает эмбриональную или фетальную печень), с примесью холангиоцеллюлярных клеточных элементов. Возникает, скорее всего, из сохранившихся эмбриональных клеток, которые должны были погибнуть в процессе нормального внутриутробного развития (см. **Дифференцировка летальная**). Синонимы – *гепатоцеллюлярный рак, холангиоцеллюлярный рак, гепатоклеточный рак*.

**Гепатоз.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и *-osis* – *состояние*. Общее название заболеваний печени, например, *пигментный гепатоз*, или синдром Жильбера (см. **Синдром Жильбера**).

**Гепатоидный.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и *eidos* – *сходство, вид*. Напоминающий печёночную ткань. Например, ткань, возникающая при *гепатизации* (изменения в лёгких при сливной пневмонии).

**Гепатокарцинома.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень*, *karkinoma* – *раковая опухоль*. Злокачественная гепатома. Синоним – *гепатоцеллюлярный рак*.

**Гепатолит.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и *lithos* – *камень*. Печёночный камень (желчный конкремент при желчнокаменной болезни).

**Гепатолитиаз.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и *lithiasis* – *желчекаменная болезнь*. Наличие в печёночных протоках конкрементов (*гепатолитов*).

**Гепатома.** От греч. *hepatos* (*hepar*) – *печень* и *ома* – *вздутие, опухоль*. Форма рака печени. Может быть представлена печёночно-клеточной аденомой, или. *злокачественной гепатомой* – раковой опухолью

гепатоклеточного происхождения (происходящей из печёночной паренхимы) (см. **Гепатокарцинома**).

**Гепатоциты.** От греч. *hepatos* – *печень* и *kytos* – *клетка*. Клетки паренхимы печени, имеющие полигональную форму и составляющие около 60 % её массы (диаметр гепатоцита ~3 мкм, а масса  $2,1 \times 10^{-9}$  г). В печени гепатоциты граничат с синусоидами, пространством Диссе, с желчными канальцами и соседними гепатоцитами. Базальная мембрана у гепатоцитов отсутствует (см. **Пространство Диссе**).

**Гепатомегалия.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень*, *megas* (*megalos*) – *большой* и *-ia* – *условия*. Увеличение печени различной этиологии. Синоним – *мегалогепатия*.

**Гепатопротекторы.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и лат. *protector* – *защитник*. Вещества, препараты, средства, защищающие печень от токсических алиментарных воздействий (алкогольных, лекарственных, наркотических), препятствующие жировой дистрофии и нарушениям липидного обмена печени. К таким препаратам, например, относятся “эссливер” и “эссенциале”, содержащие эссенциальные (от лат. *essentia* – *сущность*) фосфолипиды (фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин).

**Гепатотропный.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и *tropos* – *поворот*. Нормализующий портальный кровоток и оказывающий благоприятное действие на печень. Синоним – *гепатопетальный*.

**Гепатофугальный.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и лат. *fuga* – *бегство, избегание*. В направлении от печени (например, гепатофугальный кровоток).

**Гепатохолангит.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень*, *chole* – *желчь*, *angeion* – *сосуд* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Одновременное воспаление печени и желчных протоков (см. **Холангит**).

**Гепатоцеллюлярный рак.** От греч. *hepar* (*hepatos*) – *печень* и лат. *cella* – *клетка*. Гепатоклеточный рак – самая распространённая форма рака печени, возникающего из гепатоцитов. Основной этиологической причиной являются вирусы гепатита группы В. Статистически также выявляется повышенный риск возникновения этой формы рака при курении, особенно в сочетании с алкоголем. Синоним – *гепатоцеллюлярная карцинома*.

В 2012 г. была предпринята успешная попытка лечения рака печени у пациентов с прогрессирующей формой с помощью ослабленного и генетически модифицированного вируса коровой оспы JX-594 (вакцина под названием *Pexa-Vec*). Генно-инженерные изменения этого вируса, в том числе введение в его геном цитокина GM-CSF\*, привели к тому, что он приобрёл способность убивать раковые клетки, т. е. стал *онколитическим* вирусом.

\*GM-CSF – *гранулоцитарно-макрофагальный колоние-стимулирующий фактор*, действующий как фактор роста лейкоцитов.

**Гербарий.** От лат. *herbarius* – *травяной*. Коллекция засушенных растений.

Химические соединения, применяемые для уничтожения сорных растений.

**Гербициды.** От лат. herba (herbi) – *трава, зелень* и caedes – *убийство, закание* < caedere – *убивать*. Химические соединения, применяемые для уничтожения растительности (сорняков). К ним относятся хлорсульфороновые или имидазолиновые производные, глифосат (“Раундап”), далапон, фосфинотрицин и др. Созданы трансгенные растения, устойчивые к этим гербицидам\* (см. **Дефолианты, Генная инженерия**).

\*В основу нечувствительности положены гены, кодирующие ферменты, вызывающие деградацию некоторых гербицидов, или гены, кодирующие нечувствительные к гербицидам ферменты-мишени.

**Гериатрия.** От греч. heron – *старик* и iatreia – *лечение*. Раздел медицины, изучающий особенности проявления и лечения заболеваний у лиц старческого возраста.

**Гермарий.** От лат. germinis (germen) – *зародыш, росток, побег*. Характерная для многих насекомых форма гонад, не разделённых на овариолы (или гонад, в которых присутствует только апикальная камера овариолы), в которых сосредоточено большое количество оогониев, заполняющих его верхнюю половину (см. **Овариолы**). В нижней части гермария происходит дифференциация ооцитов и трофоцитов. Первичные ооциты, покидающие гермарий, спускаются в полость формирующегося фолликула и постепенно смещаются к основанию вителлярия (см. **Вителлярый**). Их место занимает следующий фолликул, с вышедшим из гермария ооцитом. Так возникает цепочка фолликулов с ооцитами, находящимися на разных стадиях оогенеза.

**Гермафродитизм\***. Сочетание двух полов. Способность отдельной особи производить гаметы обоих полов. Другими словами, наличие у одной и той же особи (индивидуума) не столько внешних признаков обоих полов, сколько генеративных тканей – как семенников, так и яичников. Нормальный гермафродитизм достоверно известен у плоских червей, заднежаберных моллюсков (*Aplisia*) – морских зайцев\*\*, а также у представителей морских окуней (*Serranidae*) и морских карасей (*Sparidae*). У некоторых видов рода *Serranus* возможно даже *самооплодотворение*. В большинстве же случаев у отдельных особей мужская и женская половые железы созревают не одновременно (сначала молоки, а затем икра, или наоборот). Поэтому в период нереста особи выступают поочередно в разных ролях, то как самки, то как самцы, но в целом в стаде одновременно присутствуют и “самцы” и “самки”. У ряда видов в процессе онтогенеза может происходить и изменение пола. В молодом возрасте особь функционирует как самец, а в старшем возрасте – как самка (или наоборот). В целом же *истинный гермафродитизм* – наличие мужских и женских половых желёз – наблюдается редко\*\*\*. *Ложный гермафродитизм* – проявляется наличием наружных половых органов, сформированных по типу противоположного пола

(см. **Интерсексуальность**). Следует отметить, что у гермафродитов нет проблем, связанных с генетическим однообразием (клональностью), которые возникают у партеногенетически размножающихся животных (см. **Партеногенез**)

Поскольку часто в организме хозяина содержится только одна особь паразита, гермафродитизм имеет огромное значение для размножения паразитов.

\*Слово происходит от имени одного из младших богов в древнегреческом Пантеоне – мифического двуполого существа Гермафродита – сына бога торговли Гермеса и богини любви Афродиты. Однажды во время купания в него страстно влюбилась нимфа Салмакида, но взаимности она не дождалась. По просьбе Салмакиды боги объединили её с юношей в одно двуполое существо. Гермафродит – двуполый организм.

\*\*На голове расположены две пары щупалец, из которых задняя по виду напоминает заячьи уши, откуда и произошло название.

\*\*\*Возможно наличие половых желёз, состоящих из обоих видов тканей, так называемые яйцесеменники (ovotestis).

**Герминальные клетки.** От лат. *germinis* (*germen*) – *зародыш, росток, побег*. Термин обозначает непрерывный ряд клеток от первичных половых клеток зародыша до зрелых половых клеток гамет.

**Герминативный.** От лат. *germinare* – *прорасти, пускать ростки* < *germinis* (*germen*) – *зародыш, росток, побег*. Зародышевый. Относящийся к зародышу (герминативные клетки). Синоним – *генеративный*.

**Герминативные клетки.** От лат. *germen* – *росток, отпрыск, зародыш*. Клетки-родоначальники, сохраняющие признаки стволовых эмбриональных клеток и неограниченный пролиферативный потенциал (способность к делению), но находящиеся в состоянии покоя. По определению это нестареющие и неумирающие в результате саморазрушения клетки\*, поскольку “кончают свою жизнь” делением. Обычно такие клетки отвечают за процессы регенерации и образуют “герминативную зону” – зону роста (у растений, называемую *бластемой*). Синоним – *зародышевые клетки*.

\*Потенциально бессмертны, как и одноклеточные организмы.

**Геронтология.** От греч. *herontos* – *старик* и *logos* – *учение*. Раздел медико-биологической науки, изучающий процессы старения человека, а также пути и способы продления и сохранения активной жизни.

**Геропротекторы.** От греч. *herontos* – *старец* и лат. *protector* – *защитник*. Вещества разнообразной химической природы, различающиеся по физиологической активности, замедляющие процессы старения. К апробированным в клинических условиях геропротекторам относятся следующие соединения: гормон эпифиза *мелатонин*, вытяжка из эпифиза – *эпиталамин* (пептиды эпифиза), антидиабетические бигуаниды (например, *фенформин, буформин*), некоторые нейротропные препараты (в частности,

L-ДОФА), *янтарная кислота*, ингибитор моноаминоксидазы *депринил*.  
Синоним – *геронтопротекторы*.

**Герпес.** От греч. herpes (herpetis) – *злойная сыпь* < herpeton – *змея, пресмыкающееся* < herpo – *ползти*\*. Пузырчатые высыпания на коже, губах и слизистых оболочках, возникающие на эритематозном фоне (*erythema*) и сопровождающие ряд инфекционных заболеваний у человека, вызванных ДНК-содержащими вирусами семейства *Herpesviridae* (*Herpetoviridae*) (см. **Герпесвирусы**). Вирусы содержат двухцепочечную ДНК, упакованную внутри капсида, имеющего форму икосаэдра (двадцатигранный капсид). Кроме того, у вирусов герпеса имеется наружная липидная оболочка, которую они приобретают при выходе из заражённой клетки (формируется из ядерной мембраны клетки). Семейство герпесвирусов включает нейротропные вирусы, такие как *вирус простого герпеса* – *herpes simplex* 1-го и 2-го типов; *вирус ветряной оспы* – *вирус варицелла-зостер* (в народе заболевание, вызванное этим вирусом, называют “ветрянкой”); *цитомегаловирус*\*\* (вирус гигантских клеток), а также лимфотропные вирусы, такие как вирус герпеса человека 8-го типа (HHV-8) и вирус Эпштейна-Барр. Показано, что эти вирусы играют определённую роль в возникновении опухолей (см. **Эпштейна-Барр вирус, Саркома Капоши**). В быту *герпес* часто зовут “простудной болячкой” или “простудной лихорадкой”, поскольку обычно появление герпетических высыпаний провоцируется простудой. Различают герпес генитальный (*h. genital*)\*\*\*, герпес беременных (*h. gestationis*), герпес радужки глаза (*h. iris*), герпес новорождённых (*h. neonatal*) и опоясывающий герпес (*h. zoster*\*\*\*\*, англ. shingles) – *опоясывающий лишай*. (Следует отметить, что при определённых дефектах иммунной системы вирусы герпеса могут генерализованно поражать организм, или вызывать герпетический энцефалит.) Большая часть человечества является носителями вируса герпеса, пребывающего в латентном (пассивном) состоянии в чувствительных нейронах ганглиев спинного мозга. Установлен механизм этой “затаённости” вируса, обусловленный геном LAT (геном “молчания”), экспрессия которого регулируется несколькими (4) видами специфических микро-РНК, работающих как антисмысловые молекулы. Обнаружена и пятая молекула микро-РНК, не имеющая отношение к LAT-гену. Эти пять микро-РНК, прикрепляясь к иРНК вируса, препятствуют образованию двух вирусных белков (см. **Тегумент**), необходимых для его “пробуждения”, которое может быть спровоцировано физическими факторами, простудой, стрессом и другими заболеваниями.

\*Научное название, возникшее как образное наблюдение, тонко подметившее особенности течения заболевания, поскольку высыпания при рецидивах часто оказываются на другом месте, как бы ползут подобно змее. Отсюда заболевание также называли *ползучая кожная болезнь*. Этого же происхождения и слово *серпантин*, возникшее от фр. serpent – *змея*, которое, в свою очередь, было заимствовано через латынь из греческого

языка (отсюда также происходят термины *серпентарий* – змеиный питомник и *герпетология* – раздел зоологии, изучающий пресмыкающихся и земноводных). Синоним – *серпиго* (*serpigo*).

\*\*Представители этого подсемейства вирусов герпеса вызывают сильное увеличение инфицированных клеток, например, клеток слюнных желёз, почему и получили своё название.

\*\*\*Инфекционное заболевание, передаваемое половым путём. Проявляется высыпаниями в виде пузырьков, содержащих жидкость, на слизистой оболочке половых органов. Позднее пузырьки лопаются, образуя болезненные язвочки.

\*\*\*\*От греч. *zoster* – *пояс*. Вирусы герпетоидного типа, особенно вирус Эпштейна-Барр, вызывают также *мононуклеоз* (см. **Мононуклеоз**).

**Герпесвирусы.** От греч. *herpes* (*herpetis*) – *знойная сыпь*. Семейство вирусов *Herpesviridae*, включающее следующие подсемейства: 1. *Alphaherpesvirinae* с родами *Simplex virus* (вирусы, подобные вирусу простого герпеса), *Poikilovirus*\* (вирусы псевдобешенства). *Varicellavirus* (вирусы ветряной оспы и опоясывающего лишая). 2. *Betaherpesvirinae* с родами *Cytomegalovirus* (цитомегаловирусы человека) и *Muromegalovirus* (цитомегаловирусы мышей). 3. *Gammaherpesvirinae* (лимфоцитотропные вирусы) с родами *Lymphocryptovirus* (вирусы, подобные Эпштейна-Барр вирусу), *Thetalymplocryptovirus* (вирусы, подобные вирусу болезни Марека), *Rhadinovirus* (вирусы, подобные вирусу обезьян *саймири* и *ателес*). Вирионы герпесвирусов, размером от 100 до 200 нм, имеют внешнюю оболочку, несущую выступы, наружный слой, состоящий из аморфного материала, икосаэдрический капсид и коровую часть (сердцевину) в виде “катушки”, на которую намотана ДНК. Вирионы герпесвирусов имеют также *тегумент* (см. **Тегумент**, **Нектин**). Геном представлен одной молекулой двухцепочечной ДНК с М.м. от 80 до  $150 \times 10^6$  Да и кодирует более 20 структурных белков. Репликация осуществляется в ядре, откуда частицы транспортируются к плазмалемме в мембранных везикулах. Некоторые герпесвирусы способны вызывать неоплазию клеток; многие также способны персистировать всю жизнь организма-хозяина (см. **Вирус Эпштейна-Барр**). У людей заражение часто происходит при прохождении новорождённого через родовые пути матери.

\*От греч. *poikilos* – *различный, изменчивый*.

**Герцептин (Herceptin).** Противораковый препарат (международное несобственное название – *трастузумаб*\* (*трастуцимаб*)) – первое прицельное (таргетное) противораковое средство, созданное на основе “гуманизированных” мышинных моноклональных антител. Герцептин связывается только с рецепторным белком HER2/нео\*\*, обильно экспонирующимся на поверхности опухолевых клеток при некоторых формах рака молочной железы\*\*\*. Молекулы семейства HER-рецепторов (HER1, HER2, HER3, HER4) способны к димеризации, в результате которой изменяется конформация внутриклеточного домена рецептора,

приводящая к запуску сигнального механизма деления клеток. Герцептин, присоединяясь к этим димерам, блокирует способность рецепторов стимулировать пролиферацию клеток и увеличивает скорость поглощения (интернализации) и деградации рецепторов. К сожалению, *герцептин* эффективен только у 20–25 % больных раком груди, т. е. у тех, у кого раковые клетки содержат большое количество рецепторов HER2 (см. **Авастин, Моноклональные антитела**). Ещё один препарат под названием “Кадсида” представляющий собой конъюгат “антитело-лекарство” способен целенаправленно прикрепляться только к клеткам рака молочной железы.

\*Название, данное согласно международной номенклатуре, используемой для моноклональных антител.

\*\*Являющегося рецептором тирозиназы ErbB2. Название рецептора HER отражено в названии препарата, а вторая часть слова образована от лат. *percipio* – *воспринимать* < *capio* – *брать*.

\*\*\*Метастатических формах рака груди, при которых суперэкспрессируется рецепторная тирозиназа ErbB2.

**Гесперидий.** От лат. названия цветкового растения *Gesperia* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Многогнездный, многосеменной плод, относящийся к группе ягодообразных плодов. Синоним – *померанец* (лат. *romarancia*, где итал. *romo* – *яблоко* и *arancia* – *апельсин*) – горький апельсин – вечнозелёное дерево семейства рутовых\*, а также его плод.

\*Включает цитрусовые растения.

**Гессипол.** От названия хлопчатника *Gossipium* и *oleum* – *масло*. Пигмент масла хлопчатника\*, обладающий контрацептивными свойствами и вызывающий бесплодие. Воздействует на процесс сперматогенеза у мужчин. Входит в состав противовирусных препаратов!

\*Явление было обнаружено в Китае, где хлопковое масло используется в пищу.

**Гестагены.** От лат. *gestatio* – *беременность* (вынашивание плода) < *gestatus* (*gesto*) – *ношение, переноска* и греч. *genan* – *порождать*. Синтетические стероидные гормоны, оказывающие прогестагенный эффект на матку. Обычно их назначают для сохранения беременности при угрозе самопроизвольного выкидыша. Однако эти вещества оказывают *маскулинизирующее* действие на женский плод (у новорождённых девочек обнаруживаются признаки мужского пола). Синонимы – *прогестины, прогестагены*.

**Гестационный период.** От лат. *gestatio* – *беременность* < греч. *gesto* (*gero*) – *носить, нести*. Период вынашивания ребёнка до рождения, или *продолжительность беременности*. С беременностью часто связаны гестационная гипертензия и гипергликемия, а также *преэклампсия*, которую раньше называли *поздним токсикозом беременных*, ухудшающие течение беременности (см. **Диабет гестационный, Преэклампсия**). Обнаружены межрасовые различия в продолжительности беременности и последующего онтогенеза ребёнка. У представителей негроидной расы

гестационный период короче, также как и более быстрый онтогенез (дети начинают раньше держать голову и ходить, а также раньше появляются постоянные зубы), чем у европеоидов, а тем более у монголоидов.

**Гестация.** От греч. gesto (gero) – *носить, нести* и -ia – *условия*. Беременность.

**Гетерецизм.** От греч. heterecism – *разнохозяйность*, где heteros – *разный* и oikion (oikos) – *дом*. Свойство паразита сменять двух и более хозяев в процессе своего развития (см. **Гетероксения**, **Метоксения**). Разнохозяйностью также обладают диплоидный и гаплоидный мицелии ржавчинных грибов (*Uredinalis*), живущих на разных растениях.

**Гетероантисыворотка (heteroantiserum).** От греч. heteros – *другой*, anti – *против* и лат. serum – *сыворотка*. Антисыворотка, получаемая от одного вида животных против антигенов другого вида.

**Гетеробазидия.** От греч. heteros – *другой* и basidion – *небольшое основание, фундамент*. Органы полового спороношения у базидиальных грибов, состоящие из расширенной нижней части (*гипобазидии*) и верхней – *эпибазидии* (см. **Базидии**).

**Гетерогаметный пол.** От греч. heteros – *другой* и gamete – *супруга, жена* (половая клетка – гамета). Пол, характеризующийся хромосомным набором  $2A^* + XY$  или  $(ZW)$  и образующий разные по хромосомному составу гаметы. У млекопитающих и человека гетерогаметным полом является мужской, производящий X- и Y-содержащие сперматозоиды, а у птиц или лягушек – женский, производящий Z- и W-яйцеклетки. Интересно, что у птиц инактивируется единственная Z-хромосома самок (см. **Импринтинг генов (половой)**, **Половая детерминация**).

\*A – аутосомы.

**Гетерогамия.** От греч. heteros – *другой*, gamos – *брак* и -ia – *условия*.  
1. В общем смысле гетерогамия – половой процесс, при котором происходит слияние различающихся между собой гамет. 2. Половой процесс у низших растений, при котором сливаются разные по величине и физиологическим особенностям подвижные половые клетки (гаметы) (см. **Изогамия**). Синоним – *анизогамия*.

**Гетерогенитет.** От англ. heterogeneity – *разнородность, неоднородность* (гетерогенность). Отличие минерального состава клетки от минерального состава окружающей среды.

**Гетерогенная ядерная РНК (гяРНК, hnRNA).** От англ. heterogeneity – *разнородность, неоднородность* < греч. heteros – *другой* и genan – *порождать*. Термин используется для обозначения первичных продуктов транскрипции ядерных генов, полученных в результате активности РНК-полимеразы II\*. Другими словами, неоднородная ядерная фракция РНК, в которую входят различные первичные транскрипты или пре-РНК, превращающиеся после созревания в информационные РНК. В эту же фракцию входят и различные регуляторные РНК. Такая РНК отличается низкой стабильностью и быстро разрушается. В ядре гяРНК, взаимодействуя с белками, формирует рибонуклеопротеидные комплексы

(гяРНП частицы с коэффициентом седиментации 40S) и в дальнейшем претерпевает процесс созревания (процессинг и сплайсинг), превращаясь в информационную РНК (иРНК, или мРНК)\*\*. Синоним – *пре-мРНК*.

\*Поскольку размеры ядерной РНК колеблются в очень широких пределах, её и называют *гетерогенной ядерной РНК* (гяРНК). Считается, что основной пул гяРНК представлен пре-мРНК, однако в него могут также входить и другие транскрипты, “не дозревающие” до образования зрелых мРНК.

\*\*Обычно составляет не более 5 % всей клеточной РНК.

**Гетерогенот.** От греч. heteros – *другой* и genos – *род*. Гибридный прокариотический организм (реципиент), оказывающийся в результате *трансдукции* частично диплоидным\*, и содержащий в диплоидных участках генома (*гетерогенотной области*) разные аллели (например, нормальный и мутантный аллель). При этом возможна внутривидовая рекомбинация между аллелями донора и реципиента (см. **Трансдукция**).

\*По встроенной части генома, возникшей в результате переноса в ДНК клетки-реципиента вместе с фаговой ДНК генов бактерии-донора.

**Гетерогония.** От греч. heteros – *другой* и gonía – *рождение*. Одна из форм размножения у беспозвоночных животных, основанная на чередовании поколений: поколения, развивающиеся из оплодотворённых яиц, сменяются поколениями, развивающимися из неоплодотворённых яиц. Другими словами, *гетерогония* – смена полового и партеногенетического размножения (см. **Метагенез** и **Партеногенез**). Гетерогония встречается у трематод (сосальщиков), некоторых нематод, коловраток, ветвистоусых рачков и насекомых (галлиц, орехотворок, тлей).

**Гетеродонтность.** От греч. heteros – *другой* и odontos (лат. dentis) – *зуб*. Морфологическое разделение зубов на функциональные группы, характерное для млекопитающих. Различают клыки, резцы, предкоренные (малые коренные, ложные коренные, премоляры) и коренные (моляры). Для каждого вида млекопитающих характерен свой набор зубов.

**Гетерозигота.** От греч. heteros – *другой* и zygote (zygotos) – *соединённые вместе, попарно соединённые (запряжённые в одну упряжку)*. Диплоидный организм, у которого определённый ген представлен двумя различными копиями (см. **Гетерозиготность**). Другими словами, особь с разными аллелями в каком-либо определённом локусе хромосомы. Появление гетерозигот обусловлено мутациями в одном из двух аллелей у гомозиготных диплоидов, а также половым процессом при объединении в зиготе различных аллелей. В результате фенотип гетерозигот определяется взаимодействием аллелей.

**Гетерозиготности потеря,** англ. “**Loss Heterozygosity**” (LOH). Процесс утраты второй нормальной (т. е. дикого типа) копии гена через механизм рекомбинации, протекающий в соматических клетках. При этом плечо хромосомы, содержащее нормальную копию гена, может замещаться дублированной копией мутантного гена из гомологичной

хромосомы, и в результате случайной сегрегации хромосом при их расхождении, в клетке могут оказаться две мутантные копии гена. Такие мутантные клетки могут полностью утрачивать некоторые гены, например, гены супрессоры-опухолей (см. **Гены опухолевые супрессоры (TSG)**).

**Гетерозиготность.** Наличие в ядерном геноме клетки разных аллелей одного и того же гена.

**Гетерозис\***. От греч. heteroiosis – *изменение, превращение*. Селективное преимущество гетерозигот по сравнению с гомозиготами. Так называемый “эффект гибридной силы” – превосходство гибридов первого поколения по ряду признаков над родительскими формами. С молекулярно-биологической точки зрения гетерозис приводит к депрессии генома.

\*Термин был предложен в 1914 г. американским генетиком Джорджем Харрисоном Шеллом (G. H. Schell, 1874–1954).

**Гетерозонность.** От греч. heteros – *другой* и zone (zona) – *пояс, ободок* (территория). Свойство организмов, при котором личинки и взрослые формы обитают в различных условиях (приурочены к разным местообитаниям).

**Гетерокариоз.** От греч. heteros – *другой*, karyon – *ядро ореха* и -osis – *состояние*. Стадия полового или парасексуального процессов у несовершенных грибов, характеризующаяся слиянием гиф с разными генотипами ядер. Такая разнокачественность ядер, существующих в пределах одной клетки и называется *гетерокариозом*. У грибов слияние вегетативных клеток представляет собой естественный процесс, ведущий к рекомбинации (см. **Гетерокарион, Соматогамия**).

**Гетерокарион.** От греч. heteros – *другой* и karyon – *ядро ореха* (в данном случае ядро клетки). 1. Гибридная клетка с двумя или несколькими генетически различающимися ядрами, возникающая в результате слияния диплоидных соматических или вегетативных клеток, называемых *монокарионами*. В *гетерокарионе* ядра, принадлежавшие слившимся клеткам, остаются свободными. Различают *гетеродикарионы*, *гетеротрикаррионы* и *гетерополикарионы*. При слиянии ядер возникает *синкарион* (см. **Синкарион**). 2. У несовершенных грибов клетка, образующаяся при слиянии гиф, и содержащая два или более гаплоидных ядра разных генотипов (см. **Гетерокариоз**).

**Гетерокинетичность.** От греч. heteros – *другой* и kinetikos – *приводящий в движение*. Термин, отражающий неодинаковую скорость развития возрастных изменений в различных тканях, органах и системах органов отдельного организма.

**Гетероксения.** От греч. heteros – *разный* и xenos – *чужой*. Свойство паразита последовательно сменять несколько хозяев. *Гетероксенный* – паразит, имеющий несколько хозяев (см. **Гетерецизм**).

**Гетероморфные пары.** От греч. heteros – *другой* и morphe – *форма*. Гомологичные хромосомы, отличающиеся друг от друга размером и формой, возникшие в результате хромосомных перестроек.

**Гетероморфные хромосомы.** От греч. heteros – *другой* и morphe – *форма*. Половые хромосомы, различающиеся по форме и генетическому оснащению у разных полов. К ним относятся хромосомы, обозначаемые буквами X и Y, а также Z и W. В первом случае гетерогаметным (XY) полом является мужской, а во втором – женский (ZW).

**Гетеромультимерные белки.** От греч. heteros – *другой*, лат. multum – *много* и греч. meros – *часть*. Белки, состоящие из различных субъединиц, кодируемых разными генами.

**Гетероплазмия.** От греч. heteros – *другой*, plasma – *нечто оформленное* и -ia – *условия*. Наличие в клетке разных аллелей одних и тех же цитоплазматических генов.

**Гетероплазмия.** От греч. heteros – *другой*, плазмон и -ia – *условия*. Сочетание генетически неоднородных плазмонов (см. **Плазмон**).

**Гетероплоидный.** От греч. heteros – *другой*, ploos – *кратность* и eidos – *сходство, вид*. Термин применяется для обозначения ядер, клеток и особей, у которых число хромосом отклоняется от диплоидного набора (нормального числа) как в сторону увеличения, так и уменьшения их числа.

**Гетеростилия.** От греч. heteros – *другой*, stylos – *столб* и -ia – *условия*. Разностолбчатость. Вариант развития на одной особи цветков с различной высотой тычинок и столбиков. При этом рыльца пестиков отличаются также по форме, так как должны улавливать разную пыльцу. При гетеростилии исключается возможность самоопыления, и опыление обеспечивается только насекомыми. Хрестоматийным примером такого растения служит дербенник иволистный (*Lythrum sativum*), у которого процесс опыления исследовал ещё Чарльз Дарвин. Цветки у *Lythrum sativum* имеют пестики трёх различных величин и 12 тычинок, расположенных в два круга.

**Гетеротопность.** От греч. heteros – *другой* и topos – *место*. Термин для обозначения неодинаковой выраженности процесса старения в различных органах одного и того же организма.

**Гетеротопный.** От греч. heteros – *другой* и topos – *место*. Буквально, *расположенный не на своём месте*, ненормально расположенный. Например, *гетеротопные* очаги возбуждения (пейсмейкеры второго и третьего порядка) в проводящей системе сердца, возникающие при вышележащих блокадах.

**Гетеротрансплантация.** От греч. heteros – *другой*, лат. transplantare – *пересаживать* (где trans – *перенос через* и planta – *растение*). Перенос (пересадка) органа, части органа или ткани от донора реципиенту с лечебной целью (см. **Ксенотрансплантация**).

**Гетерофильность.** От греч. heteros – *другой* и philia – *склонность*. Буквально, *другие предпочтения*. Например, гетерофильные

взаимодействия между клетками, когда адгезия обеспечивается разнородными САМ-белками соседних клеток (см. **САМ-белки**).

**Гетерохроматин\***. От греч. heteros – *другой* и хроматин (chroma – *цвет*). Присутствующие в геномах большинства видов организмов участки интерфазных ядер, содержащие постоянно конденсированный (компактный) на протяжении интерфазы хроматин (см. **Хроматин**). Гетерохроматин характерен, прежде всего, для дифференцированных клеток, в которых подавляется экспрессия не нужных им генов. Для гетерохроматина обычно характерны поздняя репликация\*\* ДНК и отсутствие транскрипционной активности. Эухроматин и гетерохроматин различаются как по циклам компактизации, так и по молекулярной и генетической организации ДНК. Первый на протяжении клеточного цикла проходит цикл компактизации-декомпактизации, а второй сохраняет состояние компактности. Различают конститутивный (постоянный) и факультативный гетерохроматин. Постоянный гетерохроматин локализован в центромерных, теломерных и интеркалярных (вставочных) зонах митотических хромосом. Предполагают, что функцией конститутивного гетерохроматина является обеспечение *спаривания гомологов в мейозе* (коъюгация гомологов) и структуризация интерфазного ядра. Факультативным гетерохроматином являются неактивные конденсированные участки эухроматина. Примером такого временного гетерохроматина может служить инактивированная X-хромосома в клетках женского организма – тельце Барра (см. **Тельце Барра, Лайонизация**). У самцов червецов гетерохроматизирован и, соответственно, полностью инактивирован весь мужской геном (весь набор отцовских хромосом) (см. **Гетерохроматинизация**). Функциональная значимость гетерохроматина до сих пор не ясна, а немногочисленные гены, найденные в этих областях генома, чаще связаны с некоторыми функциями клеток зародышевого пути (например, активированы при созревании гамет). Интересно, что в процессе онтогенеза гетерохроматиновые участки ДНК могут теряться в соматических клетках у некоторых видов организмов (см. **Диминуция**), а также в процессе политенизации хромосом, например, у дрозофилы. Эффективный способ выявления гетерохроматина осуществляется с помощью флуоресцирующих красителей, таких как *квинакрин* (Q-окраска) и *Хёкст* (Hoechst 33258 – H-окраска). Оба красителя связываются с районами хромосом, обогащёнными А–Т-парами. При G-окраске выявляются поперечные полосы, которые считаются удобными маркерами различных частей хромосом, что позволяет идентифицировать индивидуальные хромосомы и их фрагменты. С-окраска (C-banding) – методика окраски на конститутивный гетерохроматин (где С – constitutive), позволяющая дифференциально окрашивать эу- и гетерохроматин. Интересно добавить, что 20 % геномной ДНК человека локализовано в С-полосах хромосом.

\*Впервые гетерохроматин был описан у мышей немецким цитологом Эмилем Гейтцем (E. Heitz, 1928), как участки хромосом, которые по окраске отличаются от других сегментов, названных эухроматином. Представления о гетерохроматине, как о районах хромосом, которые остаются в виде плотных блоков в межмитотический период (в интерфазе), сформулировал Дж. Шульц (J. Schultz, 1947).

\*\*Следует отметить, что не все гетерохроматиновые участки поздно реплицируются, также как и не все поздно реплицирующиеся участки относятся к гетерохроматину.

**Гетерохроматин интеркалярный.** От лат. *intercalatio* – *вклинивание, вставка* 1. Вставочный конститутивный гетерохроматин, в состав которого входит особая сателлитная ДНК, обогащённая высокоповторяющимися последовательностями. Локализован в *интеркалярных зонах* митотических хромосом, т. е. зонах постоянно конденсированных участков хромосомных плеч. 2. Гетерохроматин, сформированный группами инактивированных уникальных генов, транскрибирующихся только в определённых тканях в определённые периоды онтогенеза\*. Представляет собой районы поздней репликации хроматина (см. **Транскрипционные территории, Гетерохроматин, Интеркаляция**).

\*Например, гены, экспрессирующиеся в семенниках самцов.

**Гетерохроматин конститутивный.** От греч. *heteros* – *другой* и *хроматин*, а также лат. *constitutivus* – *определяющий*. Высококонденсированный биологически неактивный, инертный хроматин, состоящий в основном из сателлитной ДНК, которая никогда не экспрессируется.

**Гетерохроматинизация.** 1. Процесс формирования гетерохроматина. 2. Необычное присутствие хроматина в клетках. Так, например, у зародышей червецов\* мужского пола на ранних стадиях развития отцовский набор хромосом становится гетерохроматиновым и сохраняет неактивное (по-видимому) состояние в течение всего процесса развития самца. При этом гетерохроматиновые хромосомы в интерфазе мейоза сливаются, образуя хромоцентр (см. **Хромоцентры**). У ряда видов червецов в некоторых тканях самцов процесс гетерохроматинизации обратим (гетерохроматинизация – это обратимое состояние хромосом). 3. Процесс инактивации в клетках женского организма одной из X-хромосом (см. **Гетерохроматин, Лайонизация, Тельце Бара, Половой хроматин, X-инактивация**). Противоположный *гетерохроматинизации* процесс называется *эухроматинизация*.

\*Насекомые подотряда кокцидовых, обладающие восковым (или лаковым) защитным покровом.

**Гетерохрония.** От греч. *heteros* – *другой*, *chronos* – *время* и *-ia* – *условия*. Любые изменения, происходящие в скорости и последовательности формирования различных признаков организма, изменения в сроках закладки органов и систем органов (изменения, затрагивающие ход развития организма). Гетерохрония, по-видимому,

служит наиболее существенным способом эволюционного преобразования онтогенеза (см. **Неотения, Онтогенез**).

**Гетероцисты.** От греч. heteros – *другой* и лат. cista < греч. kystis – *пузырь*. 1. Специализированные клетки нитчатых цианобактерий (например, *Anabaena*), основная функция которых состоит в фиксации молекулярного азота (N<sub>2</sub>) (см. **Цианобактерии**). Гетероцисты образуются из вегетативных клеток в условиях снижения доступности связанного азота (в виде NH<sub>4</sub><sup>+</sup> или NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) и располагаются в нити регулярным образом. Основные события дифференцировки включают утолщение клеточной стенки с образованием дополнительного гликолипидного слоя, утрату активности фотосистемы II и ферментов фиксации CO<sub>2</sub>, а также дегградацию *фикобилипротеинов*, возрастание дыхательной активности и индукцию синтеза нитрогеназы. В результате фиксации молекулярного азота образуется глутамин, который поступает через микроплазмодёсны, расположенные в конце поровых каналов гетероцист, в вегетативные клетки, а в обратном направлении поступают сахара. Следует также добавить, что в процессе дифференцировки гетероцист из вегетативных клеток происходит перестройка их генома, особенно выраженная в области оперонов нитрогеназы и белков сборки. При этом ДНК-зависимая РНК-полимераза в процессе дифференцировки использует различные сигма-факторы (см. **Стимулон**). 2. Особые, несколько увеличенные по размерам, клетки у колониальных нитчатых водорослей, через которые происходит разрыв нитей при размножении. Образующиеся кусочки нитей называются *гормогониями* (см. **Гормогонии**).

**Гиалин.** От греч. hyalin – *прозрачный* < hyalos – *стекло* и protein – *белок*. 1. Название, данное довольно изменчивым внеклеточным и внутриклеточным комплексам, состоящим из белков типа глобулинов, конъюгированных с мукополисахаридами. Инфильтрируют соединительную ткань, придавая ей характерную стекловидность. 2. Стеклоподобное белковое образование, характерное для хрящевой ткани (*гиалиновый хрящ*).

**Гиалиновые клетки.** От греч. hyalos – *стекло*. Характерные для сфагновых мхов\* мёртвые клетки, содержащие в стенках поры, через которые засасывается вода. Лишены хлоропластов и цитоплазмы. Сфагнумы, находящиеся в воздушно-сухом состоянии, способны поглотить воды в 20 раз больше собственной массы, поэтому, даже в засушливый период, сфагнумы поддерживают высокую влажность на болотах, создавая особый водный режим.

\*От греч. sphagnos – *губка*. Сфагнум выделяет карболовую кислоту (простейший *фенол*), обладающую мощным антисептическим (дезинфекционным) действием. Поэтому болота, содержащие также танины, мумифицируют попавшие в них организмы.

**Гиалиновый.** От греч. hyalin – *прозрачный*. Гистологический термин, означающий: 1. Гиалиновый хрящ – основной вид хрящевой ткани (твёрдой, упругой и полупрозрачной), в которой хрящевые клетки

располагаются в полостях промежуточного вещества (по 3-5 клеток). Эти клетки называются *изогенными*, поскольку образуются из одной клетки-предшественницы, а их поверхность покрыта микроворсинками.

2. Гиалиновый внеклеточный прозрачный слой яйцеклетки. Гиалиновый слой – основной фактор, объединяющий бластомеры и обеспечивающий образование правильной сферической массы дробящихся клеток.

**Гиалиноз.** От греч. *hyalin* – *прозрачный* и *-osis* – *состояние*. Часто встречающаяся патология клеток, сопровождающаяся накоплением в них гиалина (см. **Гиалин**). Другими словами, форма белковой дистрофии или гиалиновая дегенерация. Синоним – *гиалиновая инфильтрация*.

**Гиаломер.** От греч. *hyalos* – *стекло* и *meros* – *часть*. Светлая периферия неактивированного тромбоцита. Область неструктурированной плохо прокрашивающейся цитоплазмы тромбоцита, прилегающая непосредственно к плазмалемме. При помощи электронной микроскопии выявлено, что после активации тромбоцитов в этой области появляются микрофиламенты, состоящие из актина, миозина и тропомиозина (см. **Тромбоциты**).

**Гиалоплазма\***. От греч. *hyalos* – *стекло* и *plasma* – *вылепленное*. Жидкая, прозрачная часть цитоплазмы (гелифицированная, лишённая органоидов цитоплазма), система основного промежуточного обмена, иначе – матрикс цитоплазмы (гомогенное основное вещество цитоплазмы), или *цитозоль*. Истинная внутренняя среда клетки.

\*Термин впервые использовал немецкий ботаник Пфёффер (Pfeffer W., 1890).

**Гиалоциты.** От греч. *hyalos* – *стекло* и *kytos* – *клетка*. Клетки стекловидного тела глаза.

**Гиалуронан.** Глюкозаминогликан соединительной ткани, главным образом, хрящей (см. **Гиалуроновая кислота**).

**Гиалуронидаза.** От греч. *hyalos* – *стекло*, *uron* – *моча* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Общее название группы ферментов\*, вызывающих распад (гидролиз) гиалуроновой кислоты. Присутствует в сперме, в пчелином и змеином ядах. *Гиалуронидаза*, содержащаяся в ядах, способствует быстрому проникновению токсических веществ в кровь и ткани. Поэтому этот фермент часто называют “фактором распространения”. В слюнном секрете медицинской пиявки также содержатся *гиалуронидаза*.

\*Гиалуроноглюкуронидазы, гиалуронатлиазы и гиалуронглюкозаминидазы.

**Гиалуроновая кислота.** От греч. *hyalos* – *стекло* и *uron* – *моча*. Кислый мукополисахарид (ГАГ – глюкозаминогликан, или *уронид*) – основной компонент рыхлой соединительной ткани; входит также в состав стекловидного тела, хряща, пупочного канатика и суставной синовиальной жидкости, где играет роль смазки (лубриката). Представляет собой неразветвлённую цепь дисахаридных остатков (до 12 000) глюкуроновой кислоты и N-ацетилглюкозамина, не содержащих сульфатных групп.

Преобладает во внеклеточном матриксе пролиферирующих клеток (синтезируется в большом количестве в процессе заживления ран) (см. **Урони́ды**). Синонимы – *гиалуронат*, *гиалуронан*.

**Гиббереллины.** От названия паразитического гриба *Gibberella*. Эндогенные регуляторы роста растений (*фитогормоны*), стимулирующие их рост и развитие (стимулируют в большей степени рост стебля и гипокотыля, как за счёт деления клеток, так и их растяжения), а также способствующие прорастанию семян, клубней и луковиц. (Прерывают период покоя или “спячку”, вызванную абсцизовой кислотой во время развития и созревания семян.) Наконец, гиббереллины играют важнейшую роль в регуляции процессов цветения особенно для видов растений произрастающих в тропиках. По химической природе представляют собой дитерпеновые полициклические кислоты; синтезируются, как и *абсцизины*, из *мевалоновой кислоты*. Известно больше 60-ти соединений, различающихся только функциональными группами, главное из которых *гибберелловая кислота*. Гиббереллины образуются также некоторыми видами микроскопических грибов\*.

\*В Японии уже почти 200 лет известна болезнь молодых растений риса, которые, быстро вытягиваясь в длину, становятся в полтора раза длиннее нормальных растений. Это заболевание *баканаэ*, название которого переводится как “шалая болезнь”. Вызывается оно микроскопическими грибами аскомицетами *Gibberella fujikuroi*, паразитирующими на стеблях риса и вызывающими их гипертрофированный рост. Изучение заболевания привело к открытию веществ *гиббереллинов*, резко ускоряющих рост растений, и в настоящее время широко применяемых в различных областях растениеводства, особенно в современной клеточной биотехнологии.

**Гибернация\***. От лат. hibernatio – *зимняя спячка*, *зимовка* < hiberno, hibernus – *зимовать*. 1. Зимняя спячка, или состояние глубокого угнетения всех жизненных процессов у некоторых гомойотермных животных (зимоспящих или *гибернирующих* животных), позволяющее переживать неблагоприятный сезон, когда пища становится мало доступной. Гибернация чаще встречается у насекомоядных и грызунов. По сравнению с летней активностью во время зимней спячки у крупных животных обмен веществ падает в 10 раз, а у мелких – даже в 100 раз. Интересно отметить, что во время глубокого зимнего сна животные оказываются защищёнными от воздействия патогенов и способны переносить высокие дозы радиоактивного облучения. Гибернация может быть и более короткой, например, суточной (так называемое временное оцепенение), когда температура тела, потребление кислорода и обмен веществ понижаются, а активность сводится к минимуму. Такая гибернация характерна для американских колибри, летучих мышей, орешковых сонь и насекомоядной этрусской мыши\*\*. На *гибернацию* очень похоже *холодовое оцепенение* пойкилотермных животных (см. **Эстивация**). 2. Искусственно вызванное состояние замедления жизнедеятельности организма, напоминающее

зимнюю спячку у некоторых видов гомойотермных животных. Вызывается сочетанием нейроплегии и умеренной гипотермии (достигается применением нейролептиков\*\*\* и других веществ, подавляющих механизмы нейроэндокринных реакций). Применяют при тяжёлых хирургических вмешательствах, особенно в нейро- и кардиохирургии, а также при шоке.

Недавно американскими исследователями в пустыне Акатама на сухом соляном озёре в полостях кристаллов соли были обнаружены бактерии, просуществовавшие около сотни тысяч лет в состоянии гибернации (консервации), которые при помещении в питательную среду вернулись к жизни и активности.

\*Термин, был введён в патофизиологию французским учёным Анри Лабори (Henri Laborin, 1952, 1955).

\*\*Масса взрослого животного, обитающего на севере Италии, не превышает 1,5 г, поэтому мышь вынуждена для поддержания сверхактивного обмена веществ непрерывно питаться.

\*\*\*Например, фенотиазин (ларгактил, фенерган, аминазин).

**Гибрид.** От греч. *hybridos* – *помесь* (лат. *hibrida*\* – *двоякой породы, двойного происхождения, помесь*). В общем смысле, гибрид – организм, возникающий из гетерозиготы, полученной объединением двух геномов, различающихся по аллелям одного или нескольких (многих) генов. В специальном смысле, гибрид – это потомок, полученный от родителей, имеющих разную наследственность, т. е. генетически различающихся родительских форм. К таким формам относятся виды, породы и линии. Например, межвидовые гибриды лошади и осла – это *мул* (отец – осёл) и *лошак* (отец – конь)\*\*. Интересно отметить, что внешне эти гибриды всегда похожи на отцов. Синоним – *помесь*.

\*Изначально так называли того, у кого отец римлянин или вольноотпущенный, а мать иностранка или раба.

\*\*Скращение удаётся потому, что оба вида возникли, по-видимому, от общего предка *тарпана*.

**Гибридизация.** От лат. *hibrida* – *помесь*. 1. Процесс взаимодействия комплементарных цепей РНК и ДНК, приводящий к образованию гибрида ДНК/РНК. 2. Клеточная гибридизация – процесс слияния разных клеток с целью получения гетерокарионов или синкарионов.

**Гибридизация *in situ*.** От лат. *hibrida* – *помесь* и *in situ* – на месте. Методический приём гибридизации меченой радиоактивными изотопами одноцепочечной ДНК или РНК с денатурированной ДНК клеток, раздавленных на предметном стекле, с проведением в дальнейшем радиоавтографии, выявляющей локализацию метки.

**Гибридная ДНК.** От лат. *hibrida* – *помесь*. Искусственная молекула ДНК, полученная с помощью методов генной инженерии из молекул различных природных или искусственных ДНК. Синонимы – *рекомбинантная ДНК, химерная ДНК*.

**Гибридома\***. От греч. hybridos (лат. hybrida) – *помесь* и *ома* – *опухоль*. Строго говоря, термин *гибридома* означает гибридную (искусственно полученную) клеточную линию, характеризующуюся свойствами злокачественности, вне зависимости от того какие признаки дифференцировки в ней сохранены. Однако чаще *гибридомами* называют гибридные клетки – продуценты иммуноглобулинов (Ig), получаемые путём слияния клеток миеломы и В-лимфоцитов. Такие клеточные линии постоянно экспрессируют иммуноглобулины (антитела) только одной специфичности (характерной для исходной В-клетки), обладая бессмертием раковой клетки. Гибридомы позволили экспериментально доказать клонально-селекционную теорию\*\* австралийского иммунолога Фарлайна Бернета\*\*\* (McFarlain Burnet, 1899–1985), т. е. существование клонов В-клеток. Число полученных гибридом, продуцирующих специфические антитела, в настоящее время исчисляется, возможно, сотнями тысяч.

\*За разработку гибридомной технологии получения моноклональных антител (МкАт) Георгу Келеру (G. Kohler) и Цезарю Милстейну (C. Milstein) в 1983 г. была присуждена Нобелевская премия.

\*\*Согласно теории Бернета, высказанной ещё в 1957 г. и позднее подтверждённой, один лимфоцит синтезирует и экспрессирует на своей поверхности только один тип антител. Разнообразие клеток с разным репертуаром антител формируется независимо от встречи с антигеном, роль которого заключается лишь в том, чтобы найти и затем активировать клетку, несущую подходящее антитело. Активированный лимфоцит пролиферирует, образуя клон одинаковых клеток, которые приобретают способность секретировать свои антитела в окружающую среду.

\*\*\*Бернет получил Нобелевскую премию в 1960 г.

**Гигантские хромосомы\***. Истинно интерфазные хромосомы, образующиеся путём эндорепродукции и увеличения ploидности (политении). При этом новые дочерние хромосомы остаются в деспирализованном состоянии, не расходятся после репликации и не претерпевают митотической конденсации. Они никогда не участвуют в митозе. По объёму политенные хромосомы дрозофилы в 1000 раз больше и в 70–250 раз длиннее митотических хромосом, поскольку состоят из пучка множества не разошедшихся хроматид. Структурно неоднородны по длине и состоят из дисков, междисковых участков и пuffed (см. **Пuffed**). У двукрылых насекомых общее число их равно гаплоидному набору, поскольку при политенизации они находятся в состоянии конъюгации (объединения гомологичных хромосом). Например, у дрозофилы в диплоидной соматической клетке 8 хромосом, а в гигантской клетке слюнной железы – 4. Гигантские политенные хромосомы позволили, буквально, увидеть работающие гены (пuffed) “в лицо” и отождествить цитологические данные с открытыми ранее генами (см. **Кольца Бальбиани**). Синоним – *политенные хромосомы*. Используют также

образные названия, данные Эмилем Гейтцем, – “*стопки монет в чулке*”, “*золотая жила*”.

\*Гигантские хромосомы впервые были открыты в 1881 г. итальянским цитологом Бальбиани (E. G. Balbiani, 1823–1899) в слюнных железах личинок (мотылей) комара хирономуса (*Chironomus tentans*). Однако его открытие осталось незамеченным. Много позднее в 1933–1934 гг. те же структуры были обнаружены в слюнных железах у дрозофилы независимыми исследователями – учеником Томаса Ханта Моргана Калвином Блэкманом Бриджесом (Bridges C. V., 1889–1938) и американским зоологом и цитологом Теофилусом Пейнтером (Theophilus Shickel Painter, 1889–1969). В 1933 г. немецкие цитологи Гейтц (Heitz E.) и Бауэр (Bauer H.) доказали их хромосомную природу. Дальнейшие исследования показали, что политенные хромосомы встречаются также в клетках эпителия кишечника, жирового тела и мальпигиевых сосудов у личинок этих насекомых. Наконец, гигантские хромосомы обнаружены в ядрах *синергид* у некоторых луков и в ядрах *антипод* у аконита и пшеницы, а также в вегетативных ядрах (макронуклеусах) у инфузорий (стилонихий).

Примечательно, что политенные хромосомы внешне напоминали ожерелье, т. е. выглядели так, как и предсказывал в 1912 г. Томас Хант Морган (по его представлению, хромосома – это низка бус).

**Гигиена.** От греч. *hygieinos* – “*приносящая здоровье*”. Наука (раздел медицины), изучающая условия жизни и труда, влияющие на здоровье и жизнедеятельность человека. В бытовом смысле под гигиеной подразумевают поддержание чистоты тела и жилища. Парадоксально, но именно всеобщая гигиена изменила сознание людей и спровоцировала так называемую “однодневную жизнь”, приведшую к накоплению катастрофических объёмов мусора, угрожающего существованию человека и биосфере!

**“Гигиеническая гипотеза”.** Гипотеза, согласно которой повышенная распространённость в развитых странах “болезней цивилизации” и, в частности, различных форм аллергических и аутоиммунных заболеваний, объясняется резким снижением уровня контактности людей в детском возрасте с различными патогенами. В результате у таких людей иммунная система не формируется (не созревает) должным образом\*. Эта же причина может лежать и в основе развития определённых форм рака, ассоциированных с некоторыми вирусами. Так статистические данные показывают, что злокачественной мультиформной глиобластомой мозга заболевают чаще люди материально обеспеченные, выросшие в семьях с высоким уровнем гигиены. В рамках “гигиенической гипотезы” предполагается, что заражение этих людей цитомегаловирусом (ЦМВ)\*\*, ассоциированным с развитием опухоли, происходит не в детстве, а много позже, и в результате иммунная система таких пациентов оказывается

“необученной”. Отсюда следует, что *чистота далеко не всегда – залог здоровья*, скорее, наоборот.

\*Этому способствовала почти тотальная дегельминтизация населения, проведённая в XX веке. Мы разорвали отношения с гельминтами, переселившись в города. Мы ходим по асфальту, а не по загрязнённым почвам (да и почвы стали другими). Мы очистились от грязи, и мы отделены от животных. Мы защищены гигиеной, и мы уже не едим морковку с грядки, протёртую о рукав (см. **Аутоиммунные заболевания, Болезнь Крона**).

\*\*Цитомегаловирусом инфицированы 80 % людей.

**Гигрома.** От греч. hydro (hydôr) – *вода* и oma – *вздутие* (опухоль). Киста сухожилий, заполненная жидкостью. В течение долгого времени древние эскулапы гигрому называли “библейской шишкой”, поскольку советовали удалять её, ударив по ней тяжёлой книгой. А самой тяжёлой книгой в течение долгого времени была Библия. Отсюда гигрома и получила своё загадочное название “библейская шишка”.

**Гигроморфность.** От греч. hygros – *влажный* и morphe – *форма*. Формирование у растения анатомических признаков устойчивости к высокой влажности среды Гигроморфность характерна для гигрофильных растений (см. **Гигрофилы, Гиглофиты**).

**Гигрофильные организмы.** От греч. hygros – *влажный* и phileo – *люблю*. Организмы, способные жить только в очень влажных местах, с воздухом близким к насыщению водяными парами. К этой группе относятся взрослые амфибии, дождевые черви, брюхоногие моллюски, многие почвенные и пещерные животные (троглобиты или троглобионты\*). Синоним – *гигрофилы* (см. **Гигрофилы**).

\*От греч. trogle – *пещера* и bios – *жизнь*.

**Гигрофилы.** От греч. hygros – *влажный* и philia – *склонность* (phileo – *люблю*). Наземные растения и животные, приспособленные к обитанию в местах с избыточной влажностью (болота, поймы рек, берега водоёмов, влажная почва) (см. **Гигроморфность**).

**Гигрофиты.** От греч. hygros – *влажный* и phyton – *растение*. Растения, приспособленные к избыточному увлажнению среды обитания. Для гигрофитов характерны большие листья с тонкой кутикулой и стебли с неразвитой механической тканью. К гигрофитам относятся стрелолист (*Sagittaria sagitifolia*), тростник обыкновенный (*Phragmites communis*) и рис посевной (*Oryza sativa*).

**Гидатида.** От греч. hydatis – *водяной пузырёк*. 1. Общее название личиночной стадии цестод. 2. Пузырчатая структура, похожая на эхинококковую кисту.

**Гидатидные кисты.** От греч. hydatis – *водяная капля* (водяной пузырёк) и cyst – *пузырь*. Водянистые пузыри, образующиеся в печени при инвазии личинками тениид (цестод), например, эхинококковые кисты (см. **Гидатида, Тенииды**).

**Гидатоды.** От греч. hydator (hydôr) – *вода* и hodos – *путь*. Железы в эпидермисе листьев у растений, образованные группами бесцветных клеток с тонкими стенками (*эпитемой*), через которые выделяется капельно-жидкая вода и соли (процесс *гуттации*). Обычно расположены по краям листьев и на зубчиках (см. также **Трихомы**). Синоним – *водяные устьица*.

**Гидатофиты.** От греч. hydator (hydôr) – *вода* и phyton – *растение*. Растения, погружённые в воду, прикреплённые, например, кувшинка, или не прикреплённые (ряска) корнями к грунту.

**Гидранты.** От англ. hydranth – *гидроидные полипы* < греч. hydôr – *вода*. Отдельные особи (организмы), образующие колонии гидроидных полипов (например, кораллов), для которых характерно чередование поколений полипов и медуз.

**Гидрогеназа.** От ср. лат. hydrogenium – *водород* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, катализирующий отщепление протонов от NADP с образованием H<sub>2</sub>. Способен также присоединять водород к ферредоксину и цитохрому C<sub>3</sub>.

**Гидрогеносомы.** От hydrogenium – *водород* и греч. soma – *тело*. Органеллы, выделяющие молекулярный водород. Присутствуют в клетках анаэробных простейших (некоторых жгутиковых и ресничных инфузорий), не имеющих митохондрий, метаболизм которых основан на процессах брожения (гидролиза и сбраживания поглощаемых частичек пищи, главным образом, бактерий).

**Гидрозои.** От греч. hydro (hydôr) – *вода* и zoon – *животное*. Кишечнополостные животные (гидры\*, полипы) (см. **Гидроиды**).

\*По-видимому, гидры не стареют, поскольку клетки полипа ежедневно обновляются (в условиях эксперимента удалось поддерживать жизнь гидры в течение 42 лет).

**Гидроиды (гидроидные полипы).** От греч. hydro (hydôr) – *вода* и eidos – *сходство*. Подкласс кишечнополостных гидроподобных животных (гидрозоев). Объединяет как одиночные формы полипов и медуз, так и колонии полипов, состоящих из гидрантов. Большинство относится к колониальным морским организмам, для которых характерно чередование полового (медузы) и бесполого (полипы) поколений. Колонии гидроидов (кораллов) построены таким образом, что соседние гидранты соединены между собой полыми каналами (трубочками), получившими название *ценосарки* (см. **Ценосарки**). По своей форме и оседлости эти водные беспозвоночные животные имитируют растения. К гидроидам относятся гидры, гидрокораллы, лептолиды, трахилиды и хондрофоры\*. Синоним – *гидрозои*.

\*Существует и другая классификация.

**Гидрокортизон.** От греч. hydro (hydôr) – *вода* и кортизон. Стероидный глюкокортикоид (17-гидрокортикостерон (17-оксикортикостерон)), секретлируемый корой надпочечников.

**Гидролазы.** От греч. hydro (hydôr) – вода, lysis – распад, растворение и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Общее название ферментов, катализирующих реакции расщепления субстратов, протекающие с присоединением H<sub>2</sub>O в точке расщепления.

**Гидролиазы.** От греч. hydro (hydôr) – вода, (ly)sis – растворение, распад и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, катализирующие расщепление связи углерод-кислород с образованием H<sub>2</sub>O.

**Гидронефроз.** От греч. hydro (hydôr) – вода, nephron – почка и -osis – состояние. Гидронефроз может быть одно- или двусторонним в результате атрезии (см. Пороки развития) или перегиба мочеточника при эктопии почки.

**Гидрофильные организмы.** От греч. hydro (hydôr) – вода и phileo – люблю. Организмы, постоянно живущие в воде (водные организмы).

**Гидрофилия.** От греч. hydro (hydôr) – вода и philia – склонность (phileo – люблю). Перекрестное опыление при помощи воды.

**Гидрофиты.** От греч. hydro (hydôr) – вода и phyton – растение. Растения, обитающие в воде (погружённые в воду) и быстро погибающие вне водной среды. К таким растениям относятся кувшинка белая (*Nymphaea alba*), рдесты (*Potamogeton*) и элодеи\* (*Elodea*). Опыление у гидрофитов осуществляется при помощи воды (*гидрофилия*).

\*От фр. elodee < греч. helodes – болотный. Из-за способности разрастаться на поверхности водоёмов в огромном количестве элодею называют также “водяной чумой”.

**Гидрофобное связывание.** От греч. hydro (hydôr) – вода и phobos – страх. Ассоциация друг с другом неполярных групп, находящихся в водном растворе, возникающая благодаря свойству молекул воды отталкивать неполярные молекулы.

**Гидрофобность.** От греч. hydro (hydôr) – вода и phobos – страх. В общем смысле, свойство веществ слабо взаимодействовать с водой (не смачиваться). Этим термином также обозначают сближение и взаимодействие между собой неполярных частей полипептидов, сопровождающееся ослаблением их взаимодействия с молекулами воды в растворе. *Гидрофобные взаимодействия* в белках – наиболее слабые из нековалентных взаимодействий. Противоположное свойство – *гидрофильность*.

**Гидроцефалия.** От греч. hydro (hydôr) – вода, kephalon – голова и -ia – условия. Водянка головного мозга у новорождённых, сопровождающаяся расширением желудочков мозга и чрезмерным накоплением жидкости в субарахноидальном и субдуральном пространстве. При этом наблюдается расхождение и деформация костей черепа, увеличение его размера и истончение головного мозга. Выжившие младенцы с таким расстройством обычно не имеют неокортекса\*, и первые несколько месяцев жизни могут выглядеть нормально, и только позже симптоматика становится явной. Считается, что при гидроцефалии на стадии *in utero*

неокортекс частично развивается, но затем ещё до рождения по каким-то причинам рассасывается. Возможно, что это происходит на почве нарушения оттока цереброспинальной жидкости (ликвора) за счёт окклюзии силвиева водопровода\*\*, или её гиперпродукции сосудистыми сплетениями желудочков. Гидроцефалия может быть также вызвана генетическими нарушениями формирования хрящевого черепа (его укороченностью), в результате чего мозг оттесняется кверху и препятствует нормальному оттоку ликвора.

\*Hydrocephalia ex vasuo – *наружная гидроцефалия*; связана с утратой или атрофией ткани головного мозга.

\*\*В результате формируется *окклюзивная гидроцефалия*.

**Гидрохория.** От греч. hydro (hydôr) – *вода* и choreo – *продвигаюсь*. Широко распространённый в природе способ распространения плодов и семян с помощью воды. Красноречивый пример гидрохории – заселение отдалённых океанических островов кокосовыми пальмами.

**Гиладгерини.** От греч. hyalos – *стекло* и лат. ad-haere (ad-haesi, ad-haesum) – *держаться* (за что-л.), *прилегать*, *застревать* и греч. protein – *белок*. Семейство антигенных белков клеточной поверхности, относящихся к рецепторам CD44 (другое обозначение Pgp-1), которые взаимодействуют с гиалуроновой кислотой (*гиалуронатом*) внеклеточного матрикса и обуславливают адгезию клеток. Гиладгерини (CD44) образуют гетеродимеры с тирозинкиназными белками-рецепторами ErbB2 в эпителиальных клетках. Эти комплексы связываются с внутриклеточными сигнальными молекулами (Ras, PKC) и через MAP-киназу активируют экспрессию генов пролиферации. Гомодимеры гиладгерини существуют во многих типах клеток (в том числе экспрессируются лейкоцитами т эритроцитами) и отвечают за реорганизацию актина и также регулируют экспрессию генов через транскрипционный фактор NF-κB.

**Гимен.** От греч. hymen\* – *плёнка, кожица, покров*. Девственная плева. Складка слизистой оболочки, имеющая соединительнотканную основу и прикрывающая входное отверстие во влагалище. Содержит нервы и кровеносные сосуды.

\*До XVII века слово *гимен* употреблялось очень широко и обозначало *шкурку, кожицу и брачную церемонию*. Термин *гимен*, в значении *плёнка, закрывающая вход во влагалище*, впервые начали использовать в Англии с 1615 г. Кстати, Бог брака в греческой и римской мифологии носил имя *Гименей* (“узы Гименей” – *супружеский союз*).

**Гимений (гимениальный слой).** От греч. hymen – *плёнка, кожица, покров*. Слой спорообразующих клеток в плодовом теле базидиальных грибов\*, который развивается на трубчатом (у трутовиков и болетусовых грибов\*\*), или пластинчатом (пластинниковых грибов\*\*\*) *гименофоре*. Гимений присутствует также у лишайников.

\*От греч. basidion – *небольшое основание*. К базидиальным грибам относятся высшие грибы (*гименомицеты*), в том числе шляпочные, с мицелием, характеризующимся членистым строением гиф.

\*\*Белый гриб, подберёзовик и подосиновик.

\*\*\*Опёнок, мухомор, бледная поганка и т.д.

**Гименомицеты.** От греч. hymen – *плёнка, покров* и mykes – *гриб*. Базидиальные грибы с открытым спороносным слоем (гимением) на плодовых телах, относящиеся к группе высших грибов. В неё входят почти все шляпочные грибы (например, белый гриб и маслёнок), трутовики, паразитирующие на деревьях, и домовые грибы-сапрофиты.

**Гименоптеры.** От греч. hymen – *плёнка, кожа*, покров и pteron – *крыло*. Насекомые из отряда перепончатокрылых, к которому относятся пчёлы, осы, муравьи.

**Гименофор.** От греч. hymen – *плёнка, покров* и phoreo – *несу*. Структуры плодовых тел базидиальных грибов, несущие на поверхности *гимений* со спорами (см. **Гимений (гимениальный слой)**).

**Гимза\***. Смесь нефлуоресцирующих красителей (азур, метиленовый синий, метиленовый фиолетовый и эозин) в метаноле и глицерине\*\*, используемых для окрашивания материала при приготовлении цитологических препаратов. Применяется также для дифференциальной окраски хромосом (*G-окраска*) – выявления поперечных *G-полос*, или *G-бэндов* (буква G взята от названия красителя Giemsa). Районы, соответствующие G-полосам, обеднены генами, но обогащены A–T-парами (гетерохроматиновые районы) и LINE-элементами. ДНК в этих районах относится к познореплицирующейся в S-периоде. Обычно относительно G-полос картируют гены, поэтому G-полосам, как удобным хромосомным маркерам, присвоены отдельные номера. С помощью красителя Гимза при определённых условиях может быть также выявлена R-сегментация хромосом, обратная G-полосам. В R-полосах, напротив, обнаружена высокая концентрация генов и SINE-элементов, а ДНК в этих полосах реплицируется в первую очередь. Наконец, Гимза, с помощью определённой процедуры подготовки хроматина (денатурации-ренатурации), используется для выявления прицентромерных районов хромосом, содержащих конститутивный гетерохроматин (*C-окраска*, или *C-banding*, от англ. constitutive – *составной*), которые окрашиваются более интенсивно, чем районы, содержащие эухроматин.

\*По имени немецкого химика, фармацевта и микробиолога Густава Гимза (Gustav Giemsa, 1867–1948).

\*\*Глицерин, как стабилизатор красителей ввёл в состав смеси русский врач гематолог Д. Л. Романовский (1861–1921), поэтому окрашивание препаратов с помощью смеси Гимза называют окрашиванием по Романовскому–Гимза.

**Гимнопласт.** От греч. gymnos – *голый* и plasto (plastos) – *нечто вылепленное, образованное*. Растительная клетка, лишённая оболочки, буквально, “голый протопласт”.

**Гимнофионы.** От лат. *gymnophiona* – *безногие земноводные*.

**Гинандрия.** От греч. *gune* (*gynaikos*) – *женщина*, *andros* (*aner*) – *мужчина* и *-ia* – *условия*. Состояние, при котором у женщины проявляются мужские вторичные половые признаки (узкий таз, грубый голос, растительность на лице). Обусловлено повышенным уровнем тестостерона в крови.

**Гинандроморфы.** От греч. *gene* (*gynaikos*) – *женщина*, *andros* – *мужчина* и *morphe* – *форма*. Организмы, сочетающие в себе части мужского и женского организмов (своеобразные генетические и морфологические кентавры, имеющие части тела, органы или ткани с хромосомным набором разных полов). Их наличие в природе подтверждает теорию хромосомного определения пола. У гинандроморфных дрозофил мужская половина тела отличается от женской половины размерами, наличием трёх чёрных полос на брюшке, вместо пяти, а также цветом глаз. Причиной гинандроморфизма является гибель одной из половых хромосом на самых ранних стадиях дробления зиготы, в результате чего женский генотип превращается в мужской (XX→XO). Гинандроморфы найдены только у кур, певчих птиц и бабочек, и их не может быть у млекопитающих, у которых половая дифференцировка организма зависит от гонад и продуцируемых ими половых гормонов (см. **Диморфизм половой**).

**Гингивит.** От лат. *gingiva* – *десна* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление дёсен различной этиологии, приводящее к их дистрофии.

**Гинглим.** От греч. *gunglymos* – *шарнир, сочленение*. Суставное сочленение костей, например нижней и верхней челюстей (височно-челюстной сустав).

**Гинекомастия.** От греч. *gune*\* (*gynaikos*) – *женщина*, *mastos* (*mazos*) – *грудь* и *-ia* – *условия*. Буквально, “женственная грудь”. Эндокринное заболевание у мужчин, характерными внешними признаками которого является двустороннее или одностороннее увеличение молочных желёз. Одна из главных причин заболевания – снижение уровня тестостерона и избыток пролактина.

\*Англ. *gune* – *половозрелая самка*.

**Гинецей.** От греч. *gynaikaios* (*gune* – *половозрелая самка* и *oikia* – *дом*). Вся совокупность женских органов размножения (плодолистиков или пестиков), находящихся в одном цветке (совокупность женских частей цветка) (см. **Карпеллы**).

**Гиногамоны.** От греч. *gune* – *половозрелая самка* и *gamos* – *брак*. Комплексные соединения из группы гамонов, выделяемые яйцеклетками. Одни из них (гиногамон I) вызывают стимуляцию хемотаксиса (привлечение) сперматозоидов и активируют их подвижность, другие – вызывают их агглютинацию. Гиногамон II обеспечивает прочное закрепление сперматозоида своего вида на поверхности яйца (см. **Гамоны, Андрогамоны**).

**Гиногенез.** От греч. *gune* – *половозрелая самка* и *genesis* – *рождение, происхождение*. 1. Развитие оплодотворённого яйца без участия ядра сперматозоида. 2. Форма партеногенетического развития зародыша (разновидность апомиксиса у растений) с полностью материнским набором хромосом, происходящего после опыления, но без оплодотворения яйцеклетки. Гиногенез связан с *псевдогамией*, индуцированной опылением. Синоним – *редуцированный женский партеногенез*.

**Гинодиэций.** От греч. *gune* – *половозрелая самка*, *di* – *два* и *oikia* – *дом*. Вариант цветения, когда на одном отдельном растении (особи) развиваются только обоеполые, а на другом – только женские цветки.

**Гиномоноэций.** От греч. *gune* – *половозрелая самка*, *monos* – *один* и *oikia* – *дом*. Вариант цветения, когда на одном растении развиваются только обоеполые (гермафродитные) и женские цветки.

**Гиноподиум.** От греч. *gune* – *половозрелая самка* и лат. *podium* – *возвышение*. Ножка пестика.

**Гиноспора.** От греч. *gune* – *половозрелая самка* и *spora* – *семя*. Женская спора (мегаспора).

**Гиностегий.** От греч. *gune* – *половозрелая самка* и *stegē* – *крыша*. Адаптационная анатомическая структура цветка, образующаяся в результате срастания пестика и тычинок, облегчающая опыление цветка насекомыми.

**Гинофор.** От греч. *gune* – *половозрелая самка* и *phoro* – *носить* (*phoreo* – *несу*). 1. Конический вырост цветоложа – стерильный участок цветка, образующийся между тычинками и плодолистиками, например, у гравилата. 2. Тонкая ножка (цветоножка), несущая пестик, например, у астрагала. 3. Сильно удлиняющаяся трубочка чашечки у земляного ореха (*Arachis hypogaea*), которая внедряется в почву, где и происходит развитие плода.

**Гиосцин.** От греч. *hyoskyamos* – *белена* (*Hyoscyamus niger*). Алкалоид белены, беладонны и дурмана, близкий к атропину по механизму действия. Синоним – *гиосциамин* (см. **Скополамин**).

**Гипантий.** От греч. *huro* – *мало, внизу* и *anthos* – *цветок*. Расширенное цветоложе, с которым срастаются основания листков околоцветника и тычинок (яблоня).

**Гипералгезия.** От греч. *hyper* – *над, сверх*, *algos* – *боль* и *-ia* – *условия*. Повышенная чувствительность к боли. Синонимы – *algescic*, *algetic* (*алгетичный*), *алгестезия*.

**Гиперволемия.** От греч. *hyper* – *над, сверх*, англ. *volume* (лат. *volumen*) *объём* и греч. *haima* – *кровь*. Аномально повышенный общий объём крови в организме. Синоним – *плетора* (см. **Плетора**).

**Гипергликемия.** От греч. *hyper* – *над, сверх*, *glykos* – *сладкий*, *haima* – *кровь* и *-ia* – *условия*. Повышенное содержание глюкозы (в просторечии, сахара) в крови. Характерный признак сахарного диабета различной этиологии. Может возникнуть также в состоянии тяжелого стресса и при

действии контринсулярных факторов (глюкокортикоидов, адреналина, соматотропина). Физиологически гипергликемии принадлежит компенсаторная роль.

**Гипердиплоиды.** От греч. hyper – *сверх*, diploos – *двойной* (двукратный) и eidos – *сходство, вид*. Организмы, у которых произошло добавление лишней хромосомы в той или иной паре диплоидного набора хромосом, например, при *трисомии* добавление происходит в одной паре хромосом, а при *тетрасомии* – в двух парах.

**Гиперемия.** От греч. hyper – *через, сверх*, haima – *кровь* и -ia – *условия*. Избыточное наполнение сосудов какого-либо органа или ткани кровью (например, гиперемия лица – покраснение лица).

**Гиперкапния.** От греч. hyper – *над, сверх*, karnos – *дым* и -ia – *условия*. Повышение содержания и парциального давления двуокиси углерода в артериальной крови. Развивается при дыхании воздухом с повышенным содержанием CO<sub>2</sub>, удушении, нарушении дыхания при некоторых заболеваниях лёгких и при отравлении наркотическими веществами. Приводит к учащённому поверхностному дыханию, за счёт возбуждения дыхательного центра (см. **Гипокапния**).

**Гиперкарниворы.** От греч. hyper – *над, сверх* и англ. carnivore – *плотоядное животное, хищник* (греч. karnis – *мясо*). Животные хищники, рацион которых состоит исключительно из мяса (животные, стоящие наверху пищевой цепи). К таким животным относятся белый медведь и полярный волк. Синоним (англ.) – *topcarnivore*.

**Гиперкератоз.** От греч. hyper – *над, сверх*, keras (keratos) – *рог* и -osis – *состояние*. Локализованная избыточная кератинизация эпидермиса, когда роговой покров расслаивается, образуя обильную перхоть (см. **Питириаз**).

**Гиперкинез.** От греч. hyper – *над, сверх* и kinesis – *движение*. Непроизвольные движения частей тела, наблюдаемые при некоторых поражениях головного мозга. Например, при тяжёлом течении рассеянного склероза, когда поражаются зубчато-красноядерные волокна, возникает тремор рук, головы и туловища даже в состоянии покоя (гиперкинетический вариант течения заболевания) (см. **Рассеянный склероз**).

**Гиперметаморфоз.** От греч. hyper – *над, сверх*, и metamorphosis – *превращение*. Способ развития у некоторых насекомых, проходящих в онтогенезе несколько (5 и более) стадий морфологических превращений.

**Гиперметропия.** От греч. hyper – *над, сверх*, metron – *мерка, степень* и oria – *зрение*. 1. Дальновзоркость, вызванная укорочением переднезаднего (аксиального) размера глазного яблока. 2. Рефракционная дальновзоркость, возникающая из-за недостаточной выпуклости преломляющих сред глаза. При этом изображение предметов фокусируется за сетчаткой (см. **Миопия, Пресбиопия**). Синонимы – *гиперопия, рефракция глаза гиперметропическая*.

**Гипермутация.** От греч. hyper – *сверх* и *мутация*. Буквально, “сверхмутация”. Соматическая мутация в гене иммуноглобулина, изменяющая аминокислотную последовательность антитела в сайте связывания антигена.

**Гиперпаразитоиды.** От греч. hyper – *над, сверх*, parasitos – *нахлебник* и eidos – *сходство, внешний вид*. Перепончатокрылые насекомые-паразитоиды, паразитирующие на родственных им паразитоидах. К ним относятся различные виды наездников рода *Lysibia*, которые по запаху находят гусениц, заражённых личинками паразитоидов рода *Cotesia*, и откладывают свои яйца в окуклившиеся личинки *Cotesia* (см. **Паразитоиды**).

**Гиперпатия.** От греч. hyper – *над, сверх*, pathos – *страдание* и -ia – *условия*. Постоянные, крайне неприятные, жгучие боли, возникающие при обычных (не болевых) воздействиях на кожу. Возникают как следствие повреждений срединного, седалищного, берцового нерва или шейно-лицевого сплетения. В нейропатологии такие проявления называют *каузалгией, синдромом Зудека, рефлекторной симпатической дистрофией, посттравматическим болевым синдромом*.

**Гиперплазия.** От греч. hyper – *над, сверх*, plasis – *образование* и -ia – *условия*. Стадия усиленного размножения клеток, приводящая к избыточному развитию, разрастанию органа, ткани или части тела (их *гипертрофии*). Состояние, когда ткань содержит избыточное количество клеток. Обычно этим термином характеризуется доброкачественный рост опухоли. На стадии гиперплазии сохраняется чувствительность клеток к нормальным регуляторам роста (регуляторам пролиферации) и, хотя эта стадия обычно предшествует, но не обязательно, сменяется стадией возникновения рака в собственном смысле этого слова (стадией злокачественного перерождения опухоли) (см. **Дисплазия, Метаплазия**).

**Гиперстезия.** От греч. hyper – *над, сверх*, eisthesia – *чувство* и -ia – *условия*. Повышенная тактильная чувствительность.

**Гипертелоризм.** От греч. hyper – *над, сверх*, tēle – *далеко* и horismos – *разделение*. Анатомические особенности тела, характеризующиеся ненормально большим расстоянием между парными органами, например, глазами (см. **Синдром “кошачьего крика”**).

**Гипертермия.** От греч. hyper – *над, сверх*, therme – *тепло* и -ia – *условия*. Образование избыточного количества тепла в организме, сопровождающееся повышением температуры тела. Связано с разобщением процессов окислительного фосфорилирования и переноса электронов в цепи электронного транспорта (ЦЭТ) под воздействием бактериальных или искусственно вводимых пирогенов\*. Как симптом гипертермия характерна для многих инфекционных и воспалительных заболеваний.

\*Искусственная гипертермия (пиротерапия) – гипертермия, вызванная введением пирогенов. *Злокачественная гипертермия* возникает

в результате мутаций в гене, кодирующем изоформу рианодинового рецептора, характерного для скелетных мышц, что вызывает аберрантный выход кальция из внутриклеточных депо (саркоплазматического ретикулума). При этом у больных внезапно резко поднимается температура, сопровождающаяся мышечной ригидностью (генерализованной мышечной контрактурой). У генетически чувствительных лиц гипертермия, сопровождающаяся серьёзными метаболическими нарушениями, особенно легко возникает под воздействием халотана и сукцинил холина, а также некоторых анестетиков и мышечных релаксантов. Синоним – *молниеносная гипертерексия*.

**Гипертермофилы\***. От греч. hyper – *над, сверх*, therme – *тепло* и phileo – *люблю*. “Любящие тепло” микроорганизмы, способные расти при температуре выше 100°C, хотя предпочитают развиваться при более низких температурах от 50 до 70°C.

\*Были открыты немецким микробиологом Карлом Штеттером (Karl Stetter) из Регенсбургского университета.

**Гипертиреоз**. От греч. hyper – *над, сверх* и thyreos – *щит* (thyreoeides – *щитовидный*, thyroidea – *щитовидная железа*). Избыточное образование гормонов щитовидной железой с увеличением их содержания в крови до токсических концентраций (*тиреотоксикоз*). Тяжёлая форма тиреотоксикоза – болезнь Базедова.

**Гипертонические растворы**. От греч. hyper – *сверх, выше* и tonos (лат. tonus) – *напряжение*. Растворы с большим осмотическим давлением, чем у плазмы крови (см. **Изотония**). В гипертонической среде клетки теряют воду и сжимаются, что приводит к потере тканями *тургора*.

**Гипертония**. От греч. hyper – *сверх, выше*, tonos – *напряжение* и -ia – состояние. 1. Избыточное напряжение гладких мышц в стенках полых органов (желудка, мочевого пузыря), различных протоков (например, желчных) и кровеносных сосудов. Гипертония сосудистых стенок – одна из причин *гипертонической болезни*, характеризующейся повышенным артериальным давлением (см. **Артериальная гипертензия**). Следует подчеркнуть, что гипертония – это не болезнь, а состояние организма, которое приводит к возникновению множества болезненных проявлений, начиная от плохого самочувствия, бессонницы и шума в ушах до таких серьёзных заболеваний как стенокардия, инфаркт и инсульт. 2. Повышенное напряжение произвольных скелетных мышц.

**Гипертрофия**. От греч. hyper – *сверх, выше*, trophe – *питание* и -ia – *условия*. В буквальном смысле, избыточное питание, рост. Чрезмерное увеличение какой-либо части тела, органа, приводящее к нарушению пропорций. Синонимы – *плеоназм* (избыток), *чрезмерный рост*, *чрезмерное развитие* (англ. overgrowth).

**Гиперчувствительные сайты**. Короткие участки хроматина, характеризующиеся повышенной чувствительностью к нуклеазам,

например, к ДНКазе I. К ним относятся “оголённые”, т. е. безнуклеосомные участки ДНК.

**Гиперхромизм.** От греч. hyper – *над, сверх* и chroma – *цвет*. Увеличение оптической плотности ДНК при её денатурации (плавлении при нагреве).

**Гипестезия.** От греч. hupo – *под* и aisthesia – *чувство* (англ. feeling, sensation). Сниженная чувствительность органа к стимуляции. Синоним – *гипостезия*.

**Гипнограмма.** От греч. hypnos – *сон* и gramma – *запись*. Временной график сна, выстроенный по нескольким показателям и позволяющий вычислять различные характеристики сна (время засыпания, продолжительность стадий сна) (см. **Полисомнография**). На базе 42 параметров выводится “универсальный коэффициент сна”. Если он меньше 10, то структура сна хорошая. Если больше 10 – плохая. При инсультах коэффициент может достигать значений 220–250.

**Гипноагогика.** От греч. hypnos – *сон* и agogos – *ведущий*. Средства, вызывающие сон, снотворные.

**Гипноз (Hypnos\*).** Искусственно вызванное переходное состояние (не сон!), при котором субъект становится особенно сильно внушаемым. В этом состоянии человек ничего не замечает, но реагирует на команды гипнотизёра. Синонимы – *месмерический сон* и *гипнотизм* (устар.).

\*От имени древнегреческого бога сна Гипноса (сына Богини Ночи\*\* и Бога Кроноса), навевающего рой мрачных и тяжёлых видений (см. **Морфин**).

\*\*Богиня Ночь у Древних греков обычно изображалась с двумя мальчиками на руках, белым – Гипносом и чёрным – Танатом (божеством смерти).

**Гипнолепсия.** От греч. hypnos – *сон* и lepsis – *захваченный* (англ. seizing). Синоним *нарколепсии* (см. **Нарколепсия**).

**Гипноспоры.** От греч. hypnos – *сон* и spora – *семя*. Споры водорослей, имеющие очень толстую оболочку и способные к длительному покою (переживанию неблагоприятных условий) (см. **Зооспоры, Апланоспоры**).

**Гипоадренкортицизм.** От греч. hupo – *под, ниже*, ad – *при*, ren – *почка* и лат. cortex – *кора*. Патологическое снижение функциональной активности надпочечников.

**Гипоалгезия.** От греч. hupo – *под, ниже*, algosis – *чувство боли* и -ia – *условия*. Пониженная болевая чувствительность. Синоним – *гипалгия*.

**Гипобласт.** От греч. hupo – *под, ниже* и blast – *росток*. Часть внутренней клеточной массы (ВКМ) бластоцисты, прилежащая к полости бластоцели, из которой развиваются экстраэмбриональные (вспомогательные) ткани (париетальная и висцеральная энтодерма желточного мешка) (см. **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**). Синоним – *экстраэмбриональная эктодерма*.

**Гиповитаминоз.** От греч. *huro* – *под, ниже*, *витамины* и *-osis* – *состояние*. Недостаток витаминов в организме.

**Гиповолемия.** От греч. *huro* – *под, ниже* и англ. *volume* (лат. *volumen*) – *объём*, греч. *haima* – *кровь* и *-ia* – *условия*. Аномальное снижение общего объёма крови. Наблюдается, например, при массивных кровопотерях. Гиповолемия может угрожать жизни. Синоним – *олигемия*.

**Гипогликемия.** От греч. *huro* – *под, ниже*, *glykos* – *сладкий*, *haima* – *кровь* и *-ia* – *условия*. Пониженное содержание глюкозы в крови (меньше 80 мг%, 4,5 ммоль). Обычно обусловлена фармакологическим эффектом инсулина у инсулинозависимых диабетиков (развивается, если введена высокая доза инсулина относительно потребности организма, или как следствие неадекватного содержания углеводов в принятой пище) – *постинсулиновая гипогликемия*. Чрезмерная физическая нагрузка также способствует развитию гипогликемии. Гипогликемия вызывает обильное поступление в кровь адреналина, кортикостероидов и кортикотропного гормона, которые усугубляют диабетический симптомокомплекс. Гипогликемия может проявляться холодным потом, бледностью кожных покровов, тахикардией, чувством тревоги, тремором рук, резкой слабостью, головокружением и головной болью, нарушением зрения\*, чувством голода, а иногда и отвращением к пище, а также тошнотой. Выраженная гипогликемия может привести к потере сознания, судорогам, а вовремя не купированная – к глубоким нарушениям работы головного мозга и летальному исходу. Гипогликемия устраняется приёмом сахаросодержащих продуктов, а у потерявших сознание – внутривенным введением 40 % раствора глюкозы или подкожной инъекцией *глюкагона* (0,5–1 мг). Гипогликемическое действие инсулина усиливают ингибиторы монооксидазы, ингибиторы ангиотензинпревращающего фермента (АПФ-ингибиторы – гипотензивные средства),  $\beta$ -адреноблокаторы, анаболические стероиды, сульфониламиды, этанол. Повышает чувствительность к инсулину фармакологический препарат *метформин*.

\*Яркие световые пятна и *фосфен* – световые точки (вспышки) в зрительном поле. От греч. *phos* – *свет* и *phainein* – *показывать, проявлять*.

**Гиподерма.** От греч. *huro* – *снизу, под* и *derma* – *кожа*. 1. В зоологии – эпителий кожно-мышечного мешка стенки тела круглых червей, который у разных нематод может иметь клеточное строение (обычно на личиночной стадии развития) или единую цитоплазматическую массу (синцитий у взрослых особей). Гиподерма выделяет на поверхность вещества, образующие кутикулу (у аскариды кутикула состоит из 10 слоёв). 2. Третий (нижний) сетчатый слой плотной соединительной ткани кожи у человека, переходящий в подкожную жировую ткань (клетчатку). 3. В ботанике – ткань, располагающаяся под *эпидермой* на корнях растений.

**Гипокотиль.** От греч. *hypokotyle*, где *hupo* – *мало, внизу* и *kotyle* – *углубление*. 1. В развивающемся зародыше – подсемядольное колено (зародышевый стебелёк – часть зародыша между семядолями и зародышевым корешком). 2. Участок стебля растения, где стебель переходит в корень.

**Гипоксия.** От греч. *hupo* – *под, ниже*, лат. *(oxi)genium* – *кислород* и *-ia* – *условия*. Недостаток поступления кислорода в организм или какой-нибудь внутренний орган (головной мозг, миокард). Развивается в результате нарушения кровотока в органе\*, приводящего к снижению или прекращению поступления в орган кислорода и питательных веществ. Особенно губительна гипоксия для головного мозга, а также для сердца и почек (см. **Ишемия**). Физиологическая гипоксия наступает при интенсивной физической нагрузке, поэтому систематическая мышечная деятельность – важнейший механизм адаптации организма к гипоксии, лежащий в основе рациональных тренировок\*\*.

\*Кровоток может нарушаться в результате спазма сосудов, а также их частичной или полной окклюзии (атеросклеротическими бляшками, тромбом или эмболом), или в результате разрыва стенки сосуда.

\*\*Хорошо известно, что систематические перегрузки и физическое перенапряжение приводят к хроническому истощению организма и укорочению продолжительности жизни.

**Гиполипидемические средства.** От греч. *hupo* – *под, ниже*, *lipos* – *жир, липиды* и *haima* – *кровь*. Лекарственные средства, снижающие содержание в крови липидов, такие как статины (см. **Статины**). Запускают процесс “размножения” пероксисом, которые участвуют в процессе β-окисления жирных кислот. Возможно, что они активируют особый тип латентных транскрипционных факторов, называемых PPARs – *рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором* (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором (PPARs)**).

**Гипоплазия.** От греч. *hupo* – *под, ниже*, *plasis* – *образование* и *-ia* – *условия*. Недоразвитие органа, ткани, части тела (см. **Аплазия** и **Гиперплазия**).

**Гипоспадия и эписпадия.** От греч. *hupo* – *под, ниже*, *epi* – *выше*, *spraon* – *тяну* и *-ia* – *условия*. 1. Врождённая аномалия мочеиспускательного канала. При *гипоспадии* мочеиспускательный канал не замкнут снизу, а при *эписпадии* – сверху (в обоих случаях не замкнутая часть канала представляется в виде жёлоба, выстланного слизистой оболочкой). 2. Часто *гипоспадией* называют также недоразвитие половых органов, что не совсем верно.

**Гипостаз.** От греч. *hupo* – *под, ниже* и *stasis* – *застой, остановка*. Застой крови в капиллярной системе нижней части тела у больных с сердечной недостаточностью.

**Гипостом.** От греч. *hupo* – *снизу, под* и *stoma* (*stomatos*) – *рот*. Ротовой конус, например, у стебельчатой гидры (*Hydra oligactis*), заканчивающийся ротовым отверстием.

**Гипоталамус.** От греч. *huro* – *под, ниже* и *thalamus* – *комната, место пребывания*. Часть диэнцефального мозга (“дно” таламуса); располагается над стволом мозга и, соответственно, под каждым таламусом. Представляет собой нижний отдел промежуточного мозга (медиальную область, состоящую из стенок вентральной половины третьего желудочка мозга, ограниченную кзади оптической хиазмой (перекрёстом), анатомической воронкой и сосцевидными отростками). Содержит 5 ядер, образованных телами крупных нейронов (*супраоптическое* и *паравентрикулярное* ядра), аксоны которых формируют заднюю долю гипофиза\*. Гипоталамус – главный нейроэндокринный орган, участвующий в регуляции основных жизненных (витальных) функций организма; вовлечён в функционирование автономной нервной системы. Регулирует деятельность передней доли связанного с гипоталамусом гипофиза через синтез релизинг-факторов и гормонов-ингибиторов, и вместе с гипофизом поддерживает физиологический гомеостаз. Гипоталамус как бы объединяет две системы регуляции – нервную и эндокринную (гормональную); при этом одна действует быстро, а другая медленно (см. **Гипофиз, Таламус, Субфорикулярный орган**).

\*Хочется думать, что ядра мозга представляют собой субмозговые “органеллы”, наподобие субклеточных органелл, предназначенные для выполнения определённых функций.

**Гипотеза качаний.** Объясняет способность тРНК узнавать более чем один кодон в мРНК, благодаря неканоническому спариванию оснований, т. е. спариванию, отличающемуся от нормальных А-Т и G-C пар в третьем положении кодона.

**Гипотеза чистоты гамет.** Основываясь на результатах, полученных Г. Менделем, английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1861–1926), сформулировал гипотезу, согласно которой в *гетерозиготном* организме аллели не смешиваются и при образовании гамет расходятся поодиночке “чистыми” (неизменёнными), сохраняя в ряду поколений свою индивидуальность (см. **Закон сегрегации**).

Кстати, Бэтсон предложил называть различные варианты одного и того же менделевского фактора (доминантного и рецессивного) *аллеломорфами*, которые датский ботаник Вильгельм Людвиг Иоганнсен (Wilhelm Ludvig Johannsen, 1857–1927) в 1909 г. назвал более коротким словом *аллель* (см. **Аллелморфы, Аллели**). Уильяму Бэтсону принадлежат термин “генетика”. В литературе также встречается версия о принадлежности Бэтсону, а не Иогансену, терминов “генотип” и “фенотип” (см. **Ген**).

**Гипотека.** От греч. *huro* – *мало, внизу* и *theka* (лат. *theca*) – *хранилище, вместилище, кладовая*. Маленькая створка коробочки (оболочки, панциря) диатомовых водорослей. Стенки панциря имеют разнообразные утолщения и выросты, придавая каждому виду водорослей свой рисунок, который служит систематическим признаком (см. **Эпитека**).

**Гипотиреоз.** От греч. *huro* – *под, ниже* и *thyreos* – *щит* (*thyreoeides* – *щитовидный*, *thyroidea* – *щитовидная железа*). Недостаточность функций щитовидной железы. Проявляется в виде кретинизма, микседемы и эндемического зоба (см. соответствующие статьи).

**Гипотония.** От греч. *huro* – *под, ниже*, *tonos* (лат. *tonus*) – *напряжение* и *-ia* – *условия*. Пониженное кровяное (артериальное) давление\*, например, 90/60 мм рт. ст. Обычно сосудистая система гипотоников неплохо приспособляется к умеренно низкому уровню артериального давления, но *медикаментозная гипотония* может быть чрезвычайно опасной для мозгового кровообращения (см. **Инсульт**).

\*Думается, что правильнее было бы использовать термин *артериальная гипотензия* по аналогии с термином *артериальная гипертензия* (см. **Артериальная гипертензия**).

**Гипотонические растворы.** От греч. *huro* – *под, ниже* и *tonos* – *напряжение*. Растворы с меньшим осмотическим давлением, чем у плазмы крови (см. **Изотония**). Если межклеточная (интерстициальная) жидкость становится гипотоничной, то вода входит в клетки, вызывая их набухание (клеточный отёк), вплоть до разрыва плазматических мембран. Таким образом в гипотонических растворах происходит *гемолиз* эритроцитов.

**Гипофиз.** От греч. *huro* – *под, ниже* и *physis* (*phiasis*) – *образование, возникновение* (отросток). Нижний мозговой придаток (*hypophysis cerebri*) – “центральная железа внутренней секреции”, которой в известной степени подчинена деятельность “периферических” желёз: щитовидной, половых и коркового слоя надпочечников. Участвует в регуляции основных биологических процессов, а также всех видов обмена веществ в жизненном цикле позвоночных. Мозг при участии гипоталамуса берёт под контроль весь организм через гипофиз (см. **Гипоталамус**). Гипофиз расположен в костном углублении турецкого седла и похож по размерам и форме на боб фасоли, связанный в верхней части с *гипоталамусом* ножкой. В гипофизе различают следующие части: 1. *Аденогипофиз* (железистая доля, ранее, передняя доля), включает дистальную и бугровую часть. 2. Промежуточная часть (*промежуточная доля*), образована тонким слоем клеток. 3. Задняя доля, или нейрогипофиз (нервная доля и воронка). В воронке различают отросток воронки, ножку воронки и расширение воронки (верхняя её часть). Верхняя часть воронки гипофиза получает из аксонных терминалей (аксональных окончаний) нейросекреторных гипоталамических ядер\* такие нейроэндокринные факторы, как *либерины* и *статины*. Нейрогипофиз образован окончаниями аксонов очень крупных нейронов, входящих в состав *супраоптического* и *паравентрикулярного* ядер гипоталамуса. К гипофизу относят также срединное возвышение серого бугра. Промежуточная часть и отросток воронки относятся к задней доле гипофиза.

\*Эти гипоталамические ядра ответственны за реакции, возникающие на эмоциональные и экстероцептивные стимулы.

**Гипофиза.** От греч. *huro* – *под, ниже* и *physis* – *образование*. Клетка подвеска (суспензора), примыкающая к зародышу и инициирующая корневой зачаток (корневой полюс).

**Гипохилия.** От греч. *huro* – *под, ниже* и *chylus* – *сок*. Пониженное содержание желудочного сока, которое часто обусловлено дегенеративными процессами в слизистой оболочке желудка. Крайне выраженное состояние дефицита желудочного сока называется *ахилией* (ахилия).

**Гипохлоргидрия.** Патологически низкое содержание соляной кислоты с желудочном соке.

**Гипохолестеринемия.** От греч. *huro* – *под, ниже*, *холестерин* и *haima* – *кровь*. Низкое содержание холестерина в циркулирующей крови.

**Гипохондроплазия.** От греч. *huro* – *под, ниже*, *chondros* – *хрящ* и *plasia* – *рыхлый, взрыхлённый*. Наследственная (аутосомно-доминантная) форма микросомии (карликовости), сходная с *ахондроплазией*, но проявляющаяся менее выражено (не проявляется до младшего школьного возраста или сразу у нескольких членов одной и той же семьи). Синонимы – *хондродистрофия врождённая, хондродистрофия гипопластическая*.

**Гипохромия.** От греч. *huro* – *под, ниже* и *chroma* – *цвет*. Анемия с меньшим содержанием гемоглобина в эритроцитах, чем в норме (меньшей насыщенностью пигментом). Синонимы – *гипохромазия гипохроматизм*.

**Гипохромная микроцитарная анемия.** От греч. *huro* – *под, ниже*, *chroma* – *цвет*, *mikros* – *малый*, *kytos* – *клетка* и *анемия*. Железодефицитная анемия, при которой в крови содержатся мелкие эритроциты (диаметр клетки меньше 5–6 мкм) с пониженным содержанием гемоглобина.

**Гиппокамп.** От греч. *hippokampus* – *морской конёк*, где греч. *hippos* – *лошадь* и *kampos* – *морское чудовище* (лат. *campe* – *изгиб, поворот*). Парная анатомическая структура головного мозга, похожая по форме на морского конька и называемая *извилиной морского конька*. Относится к височному кортексу (медиальной височной коре (МВД), или доле). Входит в состав лимбической системы мозга и представляет собой две изогнутые секции мозга, отвечающие за работу механизмов эпизодической и семантической памяти (оперативной памяти) и обучения. Эти структуры связаны с воспоминаниями, воображением, эмоциями, речью, восприятием слуховой информации, а также участвуют в механизмах пространственной ориентации индивида, т. е. представляют собой место первоначального формирования когнитивных функций. Клинические случаи, когда у пациентов по тем или иным причинам был удалён или разрушен гиппокамп, показывают, что последний, как и медиальная височная доля в целом, необходим для перевода содержимого “кратковременной памяти” в “долговременную память”\*. По активности нейронов в гиппокампе различают три части: “входную станцию”, или *dentate gyrus\*\**, “выходной канал”, или *CA1* и лабиринт

внутренних связей, или САЗ (см. **Дентатный гирус**). По мнению многих исследователей, *гиппокамп* служит временным хранилищем воспоминаний и постоянно очищается, в то время как информация, поступающая в мозг, “записывается” на *неокортекс* (новую кору), где и хранится. Гиппокамп – одна из двух структур мозга, наряду с хвостатым ядром\*\*\*, где происходит постоянный нейрогенез и наиболее активны “прыгающие гены” из класса L1 диспергированных элементов, перестраивающих геном нейронов гиппокампа в процессе адаптации мозга к условиям внешней среды и обучения индивида. Таким образом, генетическое разнообразие клеток гиппокампа в процессе жизни активного индивида постоянно увеличивается. При секвенировании генома человека в рамках проекта “**Геном человека**” в гиппокампе обнаружена активность 7 генов, локализованных в X-хромосоме, продукты которых участвуют в межклеточной сигнализации. Мутации в этих генах вызывают различные формы умственной отсталости. Отсюда делается вывод, что умственная отсталость имеет генетическую (наследственную) природу. У 1–3 % людей IQ никогда не превышает 70 %. Гиппокамп взрослого мозга – это та структура, в которой появляются новые нейроны, что перечёркивает старые представления о нейрогенезе, как процессе, идущем только в раннем возрасте\*\*\*\* (см. **Длинные рассеянные элементы L1**). Синоним – *аммонов рог*.

Интересно отметить, что создан микрочип, замещающий повреждённую зону САЗ в гиппокампе у крысы и восстанавливающий его работу.

\*У выдающегося английского музыканта Клайва Уэринга (род. в 1938 г.) в результате вирусной инфекции, перенесённой в 40 лет, разрушены оба гиппокампа, в результате чего он живёт в сиюминутном мире и не способен запоминать ничего нового, но прекрасно помнит произведения, которые исполнял до болезни.

\*\*Dentate gyrus – *зубчатая извилина*. От лат. dentatus – *зубчатый* и gyrus – *круг, круговое движение*.

\*\*\*Структура мозга, также участвующая в процессах запоминания.

\*\*\*\*На крысах показано, что в гиппокампе каждый день появляется от 5 до 10 тысяч новых нейронов. Причём эти клетки образуются “на всякий случай” и, если они не используются, т. е. животное не попадает в новые условия среды, то быстро погибают. У человека новые нейроны постоянно появляются в “зубчатой извилине”. Механизм их сохранения подобен крысиному – требуются повышенные интеллектуальные нагрузки. В 2018 г. при изучении посмертных образцов гиппокампа людей, умерших в возрасте от 14 до 79 лет и не страдавших психическими заболеваниями, было обнаружено, что гиппокамп в течение всей жизни человека активно образует новые нейроны. При этом и в преклонном возрасте сохраняется такой же уровень нейрогенеза, как и у молодых людей (Cell stem Cell, April 5, 2018).

**Гипокапния.** От греч. *huro* – *под, ниже*, *carpos* – *дым* и *-ia* – *условия*. Пониженное содержание углекислоты в циркулирующей крови (см. **Гиперкапния**). Может быть временной, возникающей за счёт гипервентиляции лёгких, или постоянной, приводящей к артериальной гипертензии. Нормальная концентрация  $\text{CO}_2$  в артериальной крови 6–6,5 %, тогда как у большинства пожилых людей в состоянии покоя в артериальной крови содержится 3,5–4,5 %  $\text{CO}_2$  (см. **Артериальная гипертензия**) Крайняя степень снижения напряжения  $\text{CO}_2$  называется *акапнией*. Синонимы – *гипокапниемия, гипокарбия\**.

\*От лат. *carbo* – *уголь* (углерод).

**Гиппократ.** Древнегреческий врач (Hippocrates, 460–377 г. до н. э.), имя которого увековечено приписываемым ему авторством врачебной клятвы, называемой “клятвой Гиппократа”. Ему приписывается также очень красивое выражение, известное на латинском языке: “*Vita brevis, ars longa*” – “*Жизнь коротка, искусство долго*”, т. е. неисчерпаемо за краткий срок жизни человека. Знаменитое сочинение Гиппократа – “Аффоризмы”, содержит гигиенические и диетические наставления, а одна из главных заповедей Гиппократа гласит: “*Устрани причину – болезнь уйдёт!*” (см. **Медицина (medicine)**).

**Гипуралии.** От греч. *huro* – *снизу, ниже, под* и *ига* – *хвост*. Остистые отростки последних хвостовых позвонков у костистых рыб. Вместе с *уростилем* поддерживают кожистые лучи хвостового плавника (см. **Уростиль**).

**Гиразы (ДНК-гиразы).** От лат. *gugare* – *вращаться (раскручивать)* и суффикса “*аза*”, указывающего на то, что это *фермент*. Вспомогательные белки (белковые наномашинки), способствующие раскручиванию двойной спирали ДНК с затратой энергии АТФ. Гиразы прокариот представляют собой ферментный комплекс, релаксирующий замкнутую кольцевую ДНК (зкДНК). Гиразы снимают отрицательную суперспирализацию, возникающую в результате раскручивания спирали в ходе репликации. Гиразы эукариот могут специфически разрушать неканонические структуры – *триплексы* и *квадруплексы* ДНК\*. Синонимы – *ДНК-топоизомеразы* (топоизомеразы I и II) и “*расплетазы*” (белки расплетающие ДНК) (см. **Топоизомеразы**).

Бактерицидные средства широкого спектра действия из группы *хинолонов, фторхинолонов* (например, *ломефлоксацин* и *ципрофлоксацин*) взаимодействуют с бактериальной ДНК-гиразой (с её тетрамером A2B2) и в результате нарушают транскрипцию и репликацию бактериальной “хромосомы”, приводя клетку к гибели. К ингибиторам ДНК-гиразы относятся также некоторые *кумарины*, а к перспективным антибактериальным агентам с необычной структурой – *микроцины* (см. **Механизм-SOS, Микроцины**).

\*Такие внутрицепочечные или межмолекулярные комплексы могут возникать в участках, богатых гуанином (G-богатых теломерах). Мутации гиразы, взаимодействующей с G- и C-богатыми цепями квадруплексов

вызывают синдром Блюма, характеризующийся спектром хромосомных перестроек и обусловленного ими специфического внешнего вида больных.

**Гирификация.** От греч. *gyrus* – *извилина* и лат. *facio* – *делаю*. Процесс образования складок (извилил) коры головного мозга\*. У человека гирификация начинается в возрасте зародыша около 23 недель и продолжается до момента, пока подростковый мозг не перестанет расти (к 12-ти годам). К этому времени объём головного мозга увеличивается в 20 раз, а площадь поверхности его полушарий – в 30. Показано, что кора распространяется по внутренней поверхности черепной коробки (эндокранию), почти не изменяя своей толщины, быстрее, чем остальной мозг, что создаёт напряжение сжатия, которое и приводит к механическому образованию складок. Таким образом, гирификация – это следствие роста коры головного мозга в замкнутом пространстве черепа (см. **Гирус, Лиссэнцефалия, Эндокран**).

\*Внешний слой мозговой ткани, её серое вещество.

**Гирудин.** От лат. *hirudo* – *пиявка, пиявица*. Антикоагулянт, содержащийся в слюне медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*, откуда и получил своё название. Представляет собой протеин с М.м. около 20 kDa, являющийся ингибитором тромбина (предотвращает действие тромбина на фибриноген). Кроме того, слюна пиявки содержит комплекс биологически активных веществ, получивших название *бделлинов* и *эглинов*, а также ферменты-тромболитики *дестабилазу\** и *экстрактазу* (см. **Антиферменты, Гирудология**).

\*Медленно разрушает фибрин, препятствуя повторному образованию тромбов.

**Гирудология.** От лат. *hirudo* – *пиявка* и *logos* – *учение*. Раздел медицины и биологии, изучающий целебные свойства медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*, называемой также червём-вампиром, или пиявицей. В ротовой полости пиявки содержатся три челюсти, на которых расположены 270 роговых зубов, а их слюна имеет очень сложный состав и содержит до 150 полезных человеку белков и несколько сотен физиологически активных небелковых соединений, включая не только антикоагулянты и анестетики, но и антибиотики, обладающие бактерицидными, вирусоцидными и антигрибковыми свойствами, а также вещества, проявляющие противовоспалительные и противоотёчные эффекты.

В настоящее время, благодаря целебным свойствам медицинской пиявки, сформировалась отдельная производственная и научная отрасль, называемая “пиявочной фармацией”.

**Гирудотерапия.** От лат. *hirudo* – *пиявка* и греч. *therapeia* – *забота, уход, лечение*. Применение медицинских пиявок для лечения ряда заболеваний внутренних органов, крови и сосудов, а также в косметологических целях. Укус пиявки почти безболезненный, поскольку в слюне содержится морфиноподобное вещество (природный

анестетик), обладающее не только обезболивающим действием, но и улучшающее самочувствие. Перед сеансом гирудотерапии пиявку не кормят в течение 3-х и более месяцев\*, и используют только один раз. Интересно отметить особенность поведения пиявки. Если дать ей самостоятельно найти место укуса, то она выберет то место, где протекает острый воспалительный процесс (выбирает так называемые “горячие места”).

\*Пиявка за один раз выпивает до 15 мл. крови (в 5 раз больше своего веса!) и до 6 месяцев чувствует себя сытой, поскольку в кишечнике присутствуют ферменты, тормозящие процесс переваривания.

**Гирсутизм.** От лат. *hirsutus* – *волосатость* (англ. *hairly* – *волосы*). Излишняя волосатость тела у мужчин, или волосатость тела по мужскому типу у женщин. Возникает в результате гиперпродукции надпочечниками мужских половых гормонов, главным образом, дигидроэпиандростерона. Гирсутизм характерен для надпочечно-полового синдрома. (В Библии упоминается волосатость Исава, проявившаяся уже в раннем детстве.)

**Гирус.** От греч. *gyrus* – *извилина*. Извилина (складка) коры головного мозга – часть поверхности головного мозга человека, ограниченная двумя смежными бороздами, например, *дентатный гирус* или *зубчатая извилина* (см. **Гирификация, Дентатный гирус, Лиссэнцефалия**). Извилины максимально увеличивают число нейронов в коре головного мозга и уменьшают расстояние между ними, что, как считается, улучшает когнитивные функции мозга. Складчатая поверхность мозга характерна для немногих видов, включая приматов, дельфинов, слонов и свиней.

**Гистамин.** От греч. *hystos* (*hystios*) – *ткань* и *амин*. Биогенный амин, обладающий разнообразной физиологической активностью. Относится к сигнальным веществам – медиаторам локального действия, а также служит нейромедиатором в нервной ткани. Гистамин важен для функционирования головного мозга и поддержания его в состоянии бодрствования (см. **Каталепсия**). Образуется из гистидина при участии декарбоксилазы и депонируется в интенсивно окрашивающихся основными красителями крупных гранулах тучных клеток и базофильных гранулоцитов. Участвует в развитии воспалительных процессов и аллергических реакций (насморк, слезотечение, сужение дыхательных путей), которые блокируются антигистаминными препаратами. Отвечает также за возникновение зуда, припухлости и покраснения кожи; относится к *пруритогенам* (см. **Пруритогены**). Освобождение гистамина из гранул инициируется веществами, получившими название *либераторов*, взаимодействующих с рецепторами, активация которых повышает внутриклеточную концентрацию кальция (см. **Либраторы**). Действие гистамина обусловлено различными типами его рецепторов. Через H1-рецепторы гистамин расширяет капилляры и повышает их проницаемость, вызывая отёк слизистых оболочек, а также сужает просвет бронхов, что приводит к астматическому удушью. В то же время через H2-рецепторы гистамин замедляет ритм сердечных сокращений,

а в желудке стимулирует освобождение обкладочными клетками соляной кислоты. В здоровом организме активность гистамина очень низкая (см. **Ангиоэдема, Мастоциты**).

Калифорнийский моллюск в качестве защитного яда использует убийственные дозы гистамина.

**Гистеросома.** От греч. *hystera* – *матка* и *soma* – *тело*. Сегмент тела акариформных клещей, включающий две задние пары ног и брюшко (см. **Акариформные клещи**).

**Гистеротомия.** От греч. *hystera* – *матка*, *tome* – *разрезаю* и *-ia* – *условия*. Хирургическое извлечение плода из матки как способ родовспоможения, проводимый по тем или иным медицинским показаниям (см. **Кесарево сечение**), или с целью получения стерильных животных (см. **Гнотобиология**).

**Гистиоциты.** От греч. *hystos* (*hystion*) – *ткань* < *сплетение* и *kytos* – *клетка*. Тканевые макрофаги – конечная стадия созревания (дифференцировки) *моноцитов*, перешедших из циркулирующей крови в ткани. Отличаются выраженной способностью к фагоцитозу. Продуцируют ряд биологически активных соединений, таких как лейкотриены, цитотоксины, интерфероны, факторы, стимулирующие рост клеток эндотелия и гладкомышечных клеток, а также лимфокин – интерлейкин 1 (IL-1).

**Гистогенез.** От греч. *hystos* – *ткань* < *сплетение* и *genesis* – *происхождение*. Процесс образования специализированных тканей из менее дифференцированных клеток в ходе эмбриогенеза (онтогенеза) в пренатальный период развития организма.

**Гистогормоны.** От греч. *hystos* – *ткань* и *гормоны*. Биологически активные вещества (часто также и метаболиты), образующиеся в клетках не эндокринных органов (см. **Тканевые гормоны**). Синонимы – *парагормоны, гормоноиды*.

**Гистозои (Histozaa).** От греч. *hystos* (*hystion*) – *ткань* и *zoe* – *жизнь*.  
1. Общее название многоклеточных животных, клетки которых образуют ткани. Все многоклеточные животные, за исключением кишечнополостных (*Coelenterata*), обладают и специализированными органами.  
2. Паразиты, обитающие в тканях (англ. *histozoic*).

**Гистолиз.** От греч. *hystos* – *ткань* и *lysis* – *растворение, распад*. Ферментативное растворение тканей живого организма. Различают патологический гистолиз и гистолиз, связанный с метаморфозом (см. **Гистолитический метаморфоз**).

**Гистолизины.** От греч. *hystos* – *ткань* и *lysis* – *растворение*. Группа *ксеноблаптонов*, представляющих собой ферменты паразитов, вызывающие нарушение целостности тканей организма хозяина. Способствуют внедрению паразита в тело хозяина, миграции его внутри тела и выходу личинки или половых продуктов наружу. *Гистолизины* включают протеолитические, гликолитические и липолитические ферменты, за счёт которых осуществляется “внешнее переваривание”

тканей хозяина. Один из главных компонентов гистолизиннов – гиалуронидаза (см. **Ксеноблаптоны, Гиалуронидаза, Гистолиз**).

**Гистолитический метаморфоз.** От греч. *hystos* – *ткань* и *lysis* – *растворение, распад*. Слагается из *гистолизиса* – разрушения тканей и органов и гистогенеза – образования из имагинальных дисков новых тканей и органов, характерных для взрослого насекомого (*imago*). Процессы гистолиза включают *аутолиз* (автолиз), *лиоцитоз* и *фагоцитоз*. Фагоцитоз осуществляется клетками крови – *гемоцитами*, которые наряду с внутриклеточным перевариванием личиночных тканей осуществляют и внеклеточное выделение различных гидролитических ферментов (главным образом протеаз) (см. **Аутолиз, Лиоцитоз, Имагинальные диски, Метаморфоз**).

**Гистология.** От греч. *hystos* – *ткань* и *logos* – *учение*. Наука (раздел биологии), изучающая микроскопическое строение тканей многоклеточных организмов. Возникла в 30-х годах XIX века параллельно с развитием учения о клетке и развитием техники окрашивания и микроскопирования препаратов.

**Гистондеацетилаза.** Фермент, который, удаляя ацильные остатки с N-“хвостов” гистонов, способствует более плотному сворачиванию ДНК и, тем самым, препятствует транскрипционной активности генов в определённых локусах хромосом. Считается, что ингибиторы гистондеацетилазы могут способствовать снятию возникающих со временем ограничений в пластичности головного мозга (см. **Критические периоды, Перинейрональная сеть**).

**Гистонная “застёжка”.** Условное название внутримолекулярной структуры в коровых гистонах, содержащей три  $\alpha$ -спирали, соединённые двумя петлями. Синоним – *гистоновый фолд-домен*.

**“Гистоновый код”.** Условное название эпигенетического уровня передачи информации, связанного с химическими модификациями молекул гистоновых белков (главным образом их N-“хвостов”) путём метилирования, ацетилирования, фосфорилирования и т. д. Другими словами, сочетание вариантов реорганизации хроматина в определённых локусах хромосом. В результате возникают некие наборы сигналов, распознаваемых регуляторными белками, отвечающими за процессы экспрессии генетической информации. Это очень важный уровень регуляции, отвечающий за “включение” или “выключение” генов, в том числе ответственных за опухолевую трансформацию клеток (см. **Эпигенетика**).

**Гистоны\*.** От греч. *hystios* (*hystos*) – *ткань*. Семейство небольших (11–23kDa), высококонсервативных ДНК-связывающих белков, входящих в состав ядерного нуклеопротеидного комплекса (белки, характерные только для хроматина)\*\*, основной функцией которых является защита и сохранение в целостности ДНК (или, скорее, генов). Свойства гистонов определяются относительно высоким содержанием лизина и аргинина. Октамер из гистонов (H2A, H2B, H3 и H4)×2 формирует коровую частицу

*нуклеосомы* (её сердцевину), а гистон Н1, связываясь частично своим наиболее вариативным N-концом с октамером, другим – С-концом, богатым лизином, взаимодействует с ДНК, прикрывая *линкер* – участок ДНК, соединяющий соседние нуклеосомы. Гистоны Н3 и Н4 относятся к наиболее консервативным из всех исследованных белков: их аминокислотная последовательность практически одинакова у всех видов эукариот от растений до животных и человека. Гистоны Н2А, Н2В имеют межвидовые вариации, а гистон Н1 представляет собой класс близкородственных белков, сильно обогащённых лизином (до 21%), вариативность которых зависит также от ткани и физиологического состояния клетки (покоящиеся или делящиеся клетки). Гистоны обеспечивают первый уровень компактизации ДНК с плотностью упаковки, равной 6–7. Поведение гистонов в ядре можно охарактеризовать фразой: “гистоны приходят и уходят”. В хроматине дифференцированных клеток гистоны (в основном их N-“хвосты”) в значительной степени модифицированы (метилованы, например, гистон Н3 по лизину 4, а также ацетилованы или убиквитинированы и т. д.). В экспериментах на дрозофиле показано, что при синтезе ДНК модифицированные гистоны деградируют, но ферменты, модифицирующие их и создающие гистоновый эпигенетический паттерн, характерный для данного типа дифференцировки, сохраняются и модифицируют вновь синтезированные гистоны.

Интересно отметить, что у представителей примитивной группы эукариотических водорослей *Dinophyceae* нет гистонов и веретена деления, и у них, соответственно, не изменяется форма хромосом.

\*За открытие гистонов и протаминов, и в целом за изучение химического состава ядра (нуклеиновых кислот и нуклеопротеинов) немецкий биохимик Альбрехт Коссель (A. Kossel, 1853–1927) получил в 1910 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине (см. **Нуклеин**).

\*\*Представлены основным типом и минорными фракциями, варьирующими в клетках разных тканей одного организма.

**Гистопатология.** От греч. *hystos* – *ткань*, *pathos* – *страдание, болезнь* и *logos* – *учение*. Раздел гистологии, изучающий болезнетворные процессы в тканях (тканевый уровень исследований заболеваний).

**Гифазма.** От греч. *hyphē* – *ткань, паутина* и *plasma* – *нечто образованное*. Рыхлый мицелий.

**Гифема (hyphema).** От греч. *hypho* – *под* и *haima* – *кровь*. Кровоизлияние в переднюю камеру глаза.

**Гифы.** От греч. *hyphē* – *ткань, паутина*. Нитчатые клеточные структуры, образующие грибницу и плодовые тела грибов\*. Гиф представляет собой тонкую трубочку, содержащую многоядерный протопласт. Гифы могут быть членистыми – разделёнными на компартменты септами (перегородками) или нечленистыми (таломные грибы).

\*Некоторые грибы, например, дрожжи не имеют гифовой организации.

**Глабелла.** От лат. *glabellus* – *безволосый*. Гладкий (безволосый) выступ лобной кости (всё, что выше корня носа). Наиболее выступающая точка лба.

**Главные клетки** (англ. **chief cells**). 1. Клетки слизистой дна желудка, вырабатывающие пищеварительные ферменты желудочного сока *протеазы* (*пепсин* и *химозин*) (см. **Пепсин**). Подтверждением этого факта является быстрое самопереваривание главных клеток после смерти животного. 2. Главными клетками также называют *пинеалоциты* шишковидной железы (см. **Пинеалоциты**).

**Главный комплекс гистосовместимости человека (МНС).** От англ. *major histocompatibility complex*. Участок (локус) генома, расположенный в хромосоме 6, в которой сосредоточен *кластер сцепленных полиморфных генов\**, кодирующих белки, связанные с развитием и контролем иммунного ответа. Известен ещё и как система HLA (“human leucocyte antigens”) (см. **Антигены лейкоцитов человека**). В состав комплекса входят гены нескольких классов: 1. Гены класса I (локусы A, B и C) кодируют трансплантационные антигены – гликопротеины – молекулы класса I. 2. Гликопротеины класса II кодируют гены класса II (локус D), локализованные на поверхности B- и T-лимфоцитов, а также макрофагов (представляют собой белки, необходимые для презентации антигенов). 3. Гены класса III, кодируют белки *комплемента*. Гены системы HLA очень вариабельны. Известны 24 аллеля локуса A (A1, A2, A7 и т. д.), 50 аллелей локуса B (B7, B14, B15) и 11 аллелей локуса C; локус D представлен аллелями D/DR, DQ, DP). Доказано, что некоторые аллели системы HLA ассоциированы с высоким риском развития определённых заболеваний (например, таких как псориаз, ювенальный (ювенильный)\*\* сахарный диабет, синдром Рейтера, болезнь Бехтерева и др.), связанных с нарушением работы иммунной системы. Кроме того, гены МНС кодируют цитокины и ещё ряд вспомогательных функциональных белков. У мыши подобный локус генов сосредоточен в кластере генов главного комплекса гистосовместимости (МНС), расположенного на 17 хромосоме, и обозначается как *локус H2*.

\*Наследуются как гаплотипы.

\*\*От лат. *juvenilis* – *юный, не половозрелый*.

**Гладиус.** От лат. *gladius* – *меч*. Узкая роговая пластинка, представляющая собой скелетное образование у кальмаров.

**Гландулоциты.** От лат. *glandula\** – *железка* и греч. *kytos* – *клетка*. Общее название клеток секретирующих желёз, например, клеток Лейдига в яичках (тестикулах), синтезирующих тестостерон и эстрогены (последние, в малых количествах).

\*Изначально, *шейная железа*, а лат. *glans, glandis*, фр. *glande*, англ. *gland* – *жёлудь*. Слово “gland” в настоящее время означает – *секретирующий орган*.

**Гланды.** От лат. *glandis* – *железа*. Окологлоточные (нёбные) миндалины, представляющие собой лимфоэпителиальные образования, относящиеся к периферическим лимфоидным структурам. Представляют собой защитный барьер, отвечающий за иммунные реакции, в ответ на вторжение патогенов в верхние участки дыхательных путей и пищеварительного тракта. Название, распространённое в быту. Синоним – *миндалины*.

**Гландотропные гормоны.** От лат. *glandis* – *железа* и греч. *tropos* – *поворот*. Гормоны гипофиза, мишенями которых служат эндокринные железы, откуда и произошло название. К ним относятся: тиреотропный гормон (ТТГ), или тиреотропин; аденокортикотропный (АКТГ), или кортикотропин; фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) и лютеинизирующий гормон (ЛГ) (два последних гормона относятся к группе *гонадотропинов*).

**Гландотропный.** От лат. *glandis* – *железа* и греч. *tropos* – *поворот*. Буквально, действующий на железы внутренней секреции.

**Глаукома.** От лат. *glaucoma* – “*жёлтая вода*” < греч. *glaukos* (англ. *gleaming*) – *слабый свет*, а также *пасмурный, сумрачный*. Заболевание глаз с нечётким генетическим механизмом, обусловленное повышением внутриглазного давления, приводящего к атрофии зрительного нерва. Глаукома в детском возрасте может сопровождаться увеличением размеров глазного яблока, или *буфтальмом*\*. У человека глаукома – главная причина слепоты (глаукомой страдают больше 70-ти млн. человек в мире). При первичной открытой угловой глаукоме\*\* симптомы обычно проявляются после 40 лет. Восстановление зрения, потерянного в результате глаукомы, пока невозможно, однако в 2016 г. появились обнадеживающие результаты, полученные в экспериментах на слепых мышках (см. **Белок TOR**). Интересно также отметить, что слеза кролика защищает от глаукомы.

\*От греч. *bos* – *бык* и *ophthalmos* – *глаз*.

\*\*Ген, ответственный за другую форму глаукомы, обнаружен в *p*-плече 6-хромосомы.

**Глеба.** От лат. *gleba* (*glebae*) – *глыба, комок*. Рыхлая спороносная ткань внутри плодового тела, обычно округлой формы, у грибов из порядка гастеромицетов (*Gasteromycetalis*). Представляет собой скопление большого количества тёмных по окраске спор вперемежку с *капиллицием* (см. **Капиллиций, Перидий**).

**Глиадин.** От греч. *glia* – *клей, слизь* (англ. *mucilage*) и *eidos* – *сходство*. Простой белок клейковины зерновых (пшеницы, ржи). Относится к группе *проламинов* и содержит до 40 % глутамина. Глиадин служит антигеном, стимулирующим цитотоксические Т-лимфоциты против энтероцистов при целиакии (см. **Проламины, Целиакия**).

**Глиальный.** От греч. *glia* – *клей* (глия, невроглия). Относящийся к глии (см. **Глия**).

**Глиальный нейротрофический фактор.** От англ. GDNF – *glial cell line-derived neurotrophic factor*. Пептидный фактор, родственный семейству трансформирующих факторов роста бета (TGF-β), широко распространённый в различных структурах ЦНС и влияющий на процессы развития, дифференцировки и выживания нейронных популяций, а также сохранения нейронных сетей (см. **Нейротрофические факторы**).

**Глибенкламид.** Соединение, блокирующее работу АТФ-зависимых калиевых каналов, что приводит к открыванию кальциевых каналов в гладкомышечных клетках сосудов и суживание последних. Используется также для лечения сахарного диабета II-типа.

**Гливек.** Первое низкомолекулярное противораковое средство, специфически связывающееся с мишенью, представляющей собой активный центр “связывания АТФ”, и прилежащим к нему участком в молекуле онкогенной протеинкиназы – продукта химерного гена *abl-bcr*, характерного для *хронической миелоидной лейкемии*. Гливек вызывает почти 100% ремиссию у пациентов с хроническим миелоцитарным лейкозом (см. **Филадельфийская хромосома**). Синоним – *иматиниб* (иматиниба мезилат).

**Гликаны.** От греч. *glykys* – *сладкий* и суффикса *ан*, указывающего на то, что это *полисахариды*. Общее название полисахаридных цепочек, образованных остатками простых (моносахаридных) углеводов. Гликаны характерны для внешней поверхности эукариотических клеток и опосредуют их взаимодействие с окружающей средой и между собой в тканях многоклеточного организма. Гликаны также служат местами присоединения к поверхности клеток различных патогенов (от вирусов и бактерий до паразитических простейших)\* (см. **Глюканы, Гликозаминогликаны, Сиаловые кислоты, Матрикс**).

Оказалось, что гликаны могут быть ценным инструментом в изучении эволюционного антропогенеза, который чрезвычайно запутан наличием многочисленных ископаемых останков различных гоминин. Недавно было установлено, что гликаны из ископаемых останков животных, включая человека, сохраняются в природной среде значительно лучше, чем молекулы ДНК, и потому их можно использовать для установления линейной связи между современным человеком и исходными вымершими формами гоминин методом исключения.

\*Например, малярийного плазмодия.

**Гликемия.** От греч. *glykys* – *сладкий*, *haima* – *кровь* и *-ia* – *условия*. Присутствие сахара (глюкозы) в крови. Нормальная гликемия у человека – 5,5–6,5 мМ, или 80–120 мг% (80–120 мг на 100 мл цельной крови). Для сравнения, у птиц гликемия в два раза выше, а у рыб – в десять раз ниже. Поскольку головной мозг в качестве энергетического субстрата потребляет в основном только глюкозу, поддержание нормального уровня её в крови высокоприоритетная задача для организма. Главные регуляторы нормального уровня глюкозы в крови – гормоны инсулин, глюкагон и адреналин (см. **Гипогликемия, Гипергликемия**).

**Гликогалофиты.** От греч. *glykys* – *сладкий*, *halos (hals)* – *соль* и *phyton* – *растение*. Солончаковые растения, корневая система которых мало проницаема для солей. К таким растениям относятся определённые виды полыни и мангровые растения (см. **Галофиты, Киногалофиты**).

**Гликоген\***. От греч. *glykys* – *сладкий* и *gēnān* – *порождать*. Запасный (резервный) полисахарид (иначе, гомополимер глюкозы – полиглюкозан, или гомогликан) грибов, дрожжей и животных\*\*. Обладает наибольшей степенью разветвлённости молекул и образуется в результате реакций конденсации молекул активированной D-глюкозы (Г-6-Ф) с образованием  $\alpha(1\rightarrow4)$ -гликозидной линейной связи, а в точках ветвления  $\alpha(1\rightarrow6)$ -гликозидной связи. По строению гликоген сходен с амилопектином крахмала. Окрашивается в коричневый цвет йодом (раствором Люголя). Молекулярный вес гликогена  $> 800\,000$  Da, поэтому его молекулы очень крупные (от 150 до 300 Å). За синтез гликогена отвечает фермент гликоген-синтаза, а процесс расщепления с образованием глюкозо-1-фосфата катализируется гликоген-фосфорилазой. Распад гликогена, особенно при стрессе, голодании и тяжёлых физических нагрузках, стимулируется адреналином и глюкагоном, действующими через рецепторы, активирующие аденилатциклазу (см. **Фаза пострезорбции**). При некоторых патологических условиях количество гликогена в тканях резко возрастает, т. е. развиваются *гликогенозы* (см. **Гликогенозы, Болезнь Гирке**). Синоним – “животный крахмал”.

\*Гликоген был открыт великим французским физиологом и патологом, одним из основателей экспериментальной медицины Клодом Бернаром (C. Bernard, 1813–1878); он же дал и название этому полисахариду. Многие из того, что связано с метаболизмом гликогена у животных, в том числе процесс ресинтеза гликогена в печени из лактата (так называемый “цикл Кори”), ключевые ферменты обмена гликогена (гликогенфосфорилаза) и главные субстраты обмена гликогена (глюкозо-1-фосфат, или иначе, “эфир Кори”) – всё это было открыто в 1925–50-х годах уроженцами Чехии супругами Карлом Фердинандом и Гертти Тереза Кори, которые с 1922 г. работали в США. В 1947 г. супруги Кори (G. Cori) получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

\*\*В печени человека в норме содержится до 250 г гликогена (масса печени взрослого человека составляет 1/36 массы тела, или 1300–1800 г). Диабет второго типа связан с переполнением гепатоцитов гликогеном, которые не способны больше реутилизировать глюкозу из крови, постоянно поступающую с пищей, в результате чего и возникает гипергликемия (см. **Диабет**).

**Гликогенин.** От греч. *glykys* – *сладкий*, *gēnān* – *порождать* и *protein* – *белок*. Протеин, осуществляющий первые (инициаторные) шаги на пути синтеза молекулы гликогена *de novo*. Обладает гликозилтрансферазной активностью и синтезирует праймер для образования новой молекулы гликогена с помощью гликогенсинтазы, которая не может самостоятельно

инициировать процесс полимеризации глюкозы (подобно ДНК-полимеразам). Различают мышечный гликогенин (37 kDa), существующий в растворе в виде димера, и печёночный гликогенин-2, субстратом которых служит уридиндифосфат глюкоза (UDP-глюкоза).

**“Гликогеновый” рак.** Произвольное название рака, возникающего из клеток, способных накапливать гликоген\*.

\*В патологической анатомии когда-то считалось, что накопление гликогена может способствовать возникновению рака.

**Гликогенозы.** От термина *гликоген* и греч. -osis – *состояние*. Сборное понятие, обозначающее наследственные болезни, связанные с излишним или неуместным накоплением гликогена (либо его необычных форм). К гликогенозам разного типа относятся: болезнь Гирке, болезнь Помпе, болезнь Форбса (или болезнь Кори, иначе, лимитдекстриноз), болезнь Андерсен (амилопектиноз) и ряд других генетических заболеваний, связанных с недостаточностью тех или иных ферментов, участвующих в обмене гликогена (включая лизомные ферменты, например, кислую мальтазу при болезни Помпе) (см. **Болезнь Гирке, Болезнь Помпе**).

**Гликогенолиз.** От термина *гликоген* и греч. lysis – *расщепление*. Процесс ферментативного расщепления в печени гликогена до глюкозы, протекающий под действием фосфорилазы. Усиливается при голодании и тяжёлых физических нагрузках для обеспечения глюкозой мозга, эритроцитов крови и коры надпочечников, не обладающих собственными запасами гликогена и глюкозы (см. **Фаза пострезорбции**).

**Гликоделин.** От греч. glykys – *сладкий*, лат. deleo – *разрушение* и греч. proteīn – *белок*. Белок, экспонирующийся на β-клетках островков Лангерганса человека, который становится мишенью для собственной иммунной системы ребёнка из-за его сходства с белком коровьего молока, к которому при вскармливании ребёнка молочными смесями образуются антитела. Отсюда следует, что коровье молоко, заменяющее материнское, может приводить к инсулинозависимому диабету.

**Гликозидазы.** От греч. glykys – *сладкий*, eidos – *сходство* и суффикса “аза”, означающего, что это фермент. 1. Ферменты, осуществляющие гидролитическое расщепление гликозидной связи в гликозидах или дисахаридах (а также в рафинозе) (см. **Гликозиды**). 2. Ферменты, “пришивающие” сахара к белковым молекулам или, напротив, укорачивающие (“подстригающие”) олигосахариды (отщепляющие избыточные остатки глюкозы и маннозы). Обычно локализованы на внешней стороне клеточной мембраны.

**Гликозиды.** От греч. glykys – *сладкий* и eidos – *сходство*. Органические соединения – продукты конденсации циклической формы моно- или олигосахаридов (углеводов) и какого-либо органического радикала – метанола, глицерола, стерола, фенола (т. е. агликона (аглюкона) – “не сахара”), возникающие в результате потери водорода полуацетальной группой сахара\* и образования связи через оставшийся кислород

или другой гетероатом (N-, S-гликозиды) (см. **Агликон**). Несмотря на название, гликозиды имеют *горький вкус*\*\* или специфический аромат. Примерами гликозидов могут быть *синигрин*\*\*\* из семян чёрной горчицы, *соланины*, содержащиеся в картофеле (в ботве, клубнях и особенно в ростках\*\*\*\*), или *глюкованилин* из плодов ванили (см. **Амигдалин**, **Сапонины**, **Соланины**). Агликоны определяют токсичность и физиологическую активность гликозидов. Например, наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*) из семейства норичниковых (*Scrophulariaceae*) содержит сердечные гликозиды, используемые в кардиологической практике\*\*\*\*\*. Некоторые гликозиды относятся к антибиотикам (см. **Стрептомицин**). Дисахариды также являются *гликозидами*, в которых своеобразную роль агликона играет тот или иной моносахарид. Гидролитическое расщепление гликозидов и дисахаров осуществляют одни и те же ферменты –  $\alpha$ - или  $\beta$ -гликозидазы (см. **Гликозидазы**). Синоним – *гетерозиды*.

\*В результате возникает гликозильный, или углеводный остаток. Если полуацетальная группа принадлежит глюкозе, то соединение называется *глюкозидом*, если галактозе – *галактозидом* и т. д., а в целом, и те и другие называются *гликозидами*.

\*\*Большинство токсических веществ имеют горький (в биологическом смысле *предупреждающий*) вкус (см. **Антифиданты**).

\*\*\*От общего лат. названия горчицы синапис (*Synapis*) и названия чёрной горчицы *Brassica nigra*.

\*\*\*\*Поэтому картофель нельзя хранить на свету.

\*\*\*\*\*Сердечные гликозиды выделены из растений, относящихся к родам *Digitalis*, *Strophanthus* и др.; в качестве агликона содержат стероиды (см. **Убаин**, **Строфантин**).

**Гликозилирование.** Образование соединений с гликозильными радикалами. Например, при сахарном диабете в результате хронического повышения уровня гликемии происходит соединение гемоглобина с глюкозой (образуется фракция гемоглобина A<sub>1c</sub>). Таким образом гипергликемия приводит к *неэнзиматическому гликозилированию* и других белков, особенно “долгоживущих”, таких как коллагены и кристаллины (см. **Гипергликемия**).

**Гликозинолаты.** Химические соединения, содержащиеся в овощных культурах семейства крестоцветных, таких как капуста брокколи, цветная капуста, капуста кольраби, турнепс, брюква, редис, редька, репа и придающие им горьковатый вкус. Установлено, что гликозинолаты подавляют процесс поглощения щитовидной железой йода, но, с другой стороны, также показано, что они, наряду с изотиоцианатами, также содержащимися в культурах крестоцветных растений, являются профилактическими соединениями, предотвращающими канцерогенез.

**Гликозаминогликаны\*** (ГАГ). Мукополисахариды, состоящие из цепей сложных углеводов, содержащих аминосахара (гексозамины) и уроновые кислоты. Представляют собой основное скрепляющее,

высокогидратированное вещество межклеточного пространства, связанное с молекулами коллагенов и эластинов в различных тканевых структурах. Гликозаминогликаны подразделяются на группы в зависимости от типа повторяющихся остатков дисахаридов, образующих их цепь. Так *гепарансульфат* содержат D-глюкуроновую кислоту и D-глюкозамин, *гепарин* – L-идуроновую кислоту и D-глюкозамин, *гиалуроновая кислота* – D-глюкуроновую кислоту и D-глюкозамин, *дерматансульфат* – L-идуроновую кислоту и D-галактозамин, *кератансульфат* – галактозу и D-галактозамин, *хондроитинсульфат* – D-глюкуроновую кислоту и D-галактозамин (см. **Протеогликаны**).

\*Возможно также написание *глюкозаминогликаны*.

**Гликокаликс** (англ. **glycocalix**). От греч. *glykys* (*glyco*) – *сладкий* и *kalux* – *шелуха, оболочка, что-то внешнее* (англ. a husk, a shell).  
1. Внешний рыхлый волокнистый слой плазматической мембраны, содержащий гетероолиго(поли)лисахаридные цепочки интегральных *гликопротеидов* и *гликолипидов*, входящих в состав плазмалеммы\*. Иначе, слой межклеточного вещества. Гликокаликс играет важнейшую роль в процессах рецепции, фильтрации, внеклеточного пищеварения, эндоцитоза и формирования окологлазочной микросреды. При физиологических значениях этот слой содержит отрицательно заряженные группы и сильно гидратирован (обводнён), в результате чего имеет желеподобную консистенцию. В гликокаликсе локализованы ферменты, участвующие в регенерации клеточной поверхности (ферменты *in situ* – “на месте”). Гликокаликс особенно хорошо выражен на поверхности микроворсинок (в щёточной каёмке) каёмчатых эпителиальных клеток (энтероцитов, или всасывающего эпителия) тонкого отдела кишечника\*.

\*Благодаря каёмчатому эпителию тонкого отдела кишечника, пищеварительный тракт, находясь внутри организма, тем не менее, представляет собой самую большую поверхность, при участии которой организм контактирует с внешней средой (условно эту поверхность обычно сравнивают по площади с футбольным полем).

2. Термин *гликокаликс* также используется для обозначения поверхностных полисахаридных комплексов у бактерий, с помощью которых происходит взаимодействие клеток с субстратом (наряду с белками *адгезинами*).

\*В опухолевых клетках структура гликокаликса резко нарушена.

**Гликоконъюгаты**. От греч. *glykys* – *сладкий* и лат. *conjugatio* – *соединение*. Углеводные молекулы, представленные на поверхности клетки. Играют ключевую роль в развитии микробных инфекций, онкологических заболеваний и воспаления. На основе этих сложных углеводных молекул в настоящее время создаются вакцины против микроорганизмов (например, резистентных к антибиотикам штаммам “золотистого стафилококка”, синегнойной палочки MRSA\*) и раковых

клеток. Возможно также создание новых типов антикоагулянтов и противовоспалительных препаратов.

\*Самый опасный штамм.

**Гликолиз.** От греч. *glykys* – *сладкий* и *lysis* – *распад*. Анаэробный процесс катаболизма моносахаридов\* с образованием АТФ и молочной кислоты (лактата). Протекает в *основном веществе* цитоплазмы. Гликолиз, как цепь реакций, служит одним из главных путей включения глюкозы в процессы клеточного метаболизма через промежуточный продукт – пировиноградную кислоту (пируват). (Поскольку в эритроцитах нет митохондрий, для получения АТФ они используют только гликолиз.)  
Синоним – *путь Эмбдема-Мейергофа*.

\*Главным образом глюкозы, предварительно превращающейся во *фруктозо-1,6-бисфосфат* (дифосфат).

**Гликолипиды.** От греч. *glykys* – *сладкий*, *lipos* – *жир* и *eidos* – *сходство*. Липиды, содержащие гидрофильные (полярные) углеводные группы в “головной” части молекулы, и входящие в состав клеточных мембран.

**Гликолисомы.** От *гликоль* и греч. *soma* – *тело*. Пероксисомы растений, содержащие оксидазу *гликолевой кислоты* (см. **Пероксисомы**).

**Гликонеогенез (глюконеогенез).** От греч. *glykys* – *сладкий*, *neos* – *новый* и *genesis* – *возникновение*. Все процессы образования глюкозы и гликогена из *не углеводных предшественников* (компонентов). Общий путь синтеза глюкозы начинается с пировиноградной кислоты (пирувата) и реализуется путём обращения большинства стадий *гликолиза*. Глюконеогенез протекает главным образом в печени и незначительно в почках и слизистой оболочке кишечника. Активируется при голодании и восстановлении организма после интенсивной физической нагрузки, когда источником пирувата становится накопленный лактат, доставляемый кровью в печень из мышц (и постоянно из эритроцитов, в которых нет митохондрий и поэтому для синтеза АТФ они используют только гликолиз). Начальными субстратами глюконеогенеза служат также промежуточные продукты *цикла трикарбоновых кислот*, *гликогенные аминокислоты* и *глицерин*. Как патологический процесс глюконеогенез запускается при сахарном диабете, приводя к распаду мышечных белков (для превращения в глюкозу используется углеродный скелет аминокислот) и жиров, что приводит к развитию кетоза и кетоацидоза (т. е. образованию кетоновых тел) (см. **Кетоновые тела, Фаза пострезорбции**).

**Гликопротеины.** От греч. *glykys* – *сладкий* и *protos* (*proteios*) – *занимающий первое место, первый*. Конъюгированные сложные белки (или пептиды – *гликопептиды*), содержащие углеводные компоненты (преимущественно гексозы и гексозамины). Содержатся в биологических жидкостях и тканях, а также клеточных мембранах. Гликопротеины  $\alpha_1$ -фракции глобулинов плазмы крови связывают 2/3 всего количества

содержащейся в крови глюкозы. К гликопротеинам относятся амилоиды, муцины, мукоиды. Синоним – *мукопротеины*.

**Гликофорин.** От греч. *glykys* – *сладкий*, *phoreo* – *несу* и *protein* – *белок*. Буквально, белок, “несущий сладкое”. Интегральный гликопротеин эритроцитов человека (31 kDa), пронизывающий мембрану клетки. Первый детально изученный мембранный интегральный белок, представляющий собой сиалогликопротеин. Содержит 131 аминокислотный остаток, в котором 60% молекулярной массы приходится на углеводные компоненты, представленные тетрасахаридами, включающими две молекулы сиаловой (нейраминовой) кислоты (Neu5Ac), галактозу (Gal) и N-ацетиламिंगалактозу (GalNAc), молекулы которых связаны через кислород с остатками серина и треонина. Олигосахаридные цепи также связаны через атом азота с остатками аспарагина (обозначается как Asn или N). Углеводные цепи присоединены только к N-концевому фрагменту, выступающему на внешнюю поверхность мембраны эритроцита. Сегмент, включающий 75–93 аминокислотных остатка, образующий  $\alpha$ -спираль, пересекающую мембранный бислой. *Гликофорин* является носителем антигенов MN-группспецифичности крови, а также несёт участки, связывающие растительные *лектины* и вирусы. В мембране эритроцита гликофорин заякорен в кортикальном слое цитоплазмы на нитевидном белке спектрине (см. **Спектрины**).

**Глимфа.** От греч. *glia* – *глия* и *лимфа*. Жидкость (ликвор), подобная лимфе, но отличающаяся от лимфы отсутствием лимфоцитов, и циркулирующая в *глимфатической системе* головного и спинного мозга (см. **Ликвор**).

**Глимфатическая система** (англ. **Glymphatic System**)\*. От греч. *glia* – *глия* (клей) и *лимфа*. Извилистая система циркуляции глимфы и выведения при её участии из головного мозга отработанных (дефектных) белков, а также других ненужных и потенциально опасных веществ, активно работающая в основном во время сна (в фазу медленного сна)\*\*. Её функционирование представляет собой одно из объяснений необходимости ежесуточного сна. Глимфатическая система мозга подобна лимфатической системе организма, но образована совокупным периваскулярным пространством (системой каналов, распределённых вдоль мозговых артерий, выстроенных при участии вспомогательных нервных клеток – клеток глии) (см. **Периваскулярное пространство, Новая сеть канальцев**). Предполагается, что нарушения в работе глимфатической системы (неспособной, например, выводить *бета-амилоид* и *альфа-синуклеин*) могут приводить к развитию нейродегенеративных заболеваний, таких как болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона, или деменция пожилых людей, вызванная нормотензивной гидроцефалией мозга (см. **Эдема**).

\*Название дал Майкен Недергард (Maiken Nedergaard) из Рочестерского университета (США).

**\*\*Система избавления головного мозга от токсинов и отходов (система “самоуборки”)\*\***, наподобие городской канализации. Была обнаружена в 2012 г. в головном мозгу мышей. В экспериментах на мышах показано, что во время сна в головном мозгу увеличивается на 60 % межклеточное пространство, что облегчает движение через ткани мозга глимфатической жидкости (глимфы) в перивенозное пространство. Показано, что глимфатическая система не только выводит из мозга отработанные продукты, но и может доставлять к нейронам глюкозу.

**\*\*\***В головном мозгу очень высокий уровень биосинтеза белков по сравнению с другими тканями, что увеличивает вероятность синтеза дефектных белков. Не все они “разбираются” протеасомными системами самих нейронов и поэтому выводятся из мозга глимфатической системой (см. **Протеасомы**).

**Глиобласты.** От греч. *glia* – *глия* и *blastos* – *росток*. Клетки, предшественники глиоцитов, возникающие из клеток нервной трубки.

**Глиобластома.** От греч. *glia* – *глия*, *blastos* – *росток* и *oma* – *опухоль*. Злокачественная опухоль мозга (злокачественная глиома), состоящая из недифференцированных анапластических клеток с центральным очагом некроза (воспаления). Как правило, глиобластома ассоциирована с повышенной экспрессией онкогенов “*erb-B*” и “*c-myc*”. Обнаружено, что глиобластома почти всегда сочетается с присутствием в опухолевых глиальных клетках цитомегаловируса (ЦМВ\*). Синонимы – *мультиформная глиобластома*, *полиморфная глиобластома* или *спонгиобластома мультиформная*.

\*Показано, что ЦМВ продуцирует белки, “выключающие” гены, предотвращающие несанкционированный рост клеток или блокируют гены, запускающие апоптоз.

**Глиоз.** От греч. *glia* – *глия* и *-osis* – *состояние*. Избыточная пролиферация клеток глии, возникающая, чаще, вследствие травм головного мозга, не приводящая к формированию опухоли (при глиозе на месте погибших нейронов разрастаются клетки нейроглии, формируя своеобразный рубец). Следует отметить, что при этом пролиферируют те же клетки, что и в глиомах, но эта пролиферация в какой-то момент, в отличие от опухоли, прекращается. Другими словами, глиоз – это очаг разрастания (распространения) глиальных клеток в нервной ткани головного или спинного мозга. В последние годы в исследованиях головного мозга престарелых индивидуумов, а также экспериментальных животных показано, что глиоз, протекающий с увеличением уровня глиального фибриллярного кислого белка (GFAP), характерен для процесса нормального старения. Поэтому глиоз можно рассматривать как первичную причину гибели нейронов, запускающую процесс старения и, в конечной стадии, гибели самого организма (см. **Спонгиоз**).

**Глиоксисомы.** От греч. *glykys* (*glyco*) – *сладкий*, *oxys* – *кислый* и *soma* – *тело*. Пероксисомы растений (семян), содержащие ферменты, катализирующие глиоксилатный цикл превращения жиров в сахара\*

(превращение ацетил-СоА в сукцинат – *анаплеротическая* деградация нейтральных жиров) (см. **Пероксисомы, Анаплеротические реакции**).

\*Глиоксилатный цикл могут осуществлять и бактерии.

**Глиомы.** От греч. *glia* – *глия* и *ома* – *вздутие, опухоль*. Опухоли глиальной ткани. Любое новообразование, возникшее из каких-либо (в смысле вида) опорно-трофических глиальных клеток, т. е. клеток, формирующих строму головного и спинного мозга, а также строму задней доли гипофиза, эпифиза и сетчатки. Эти опухоли, несмотря на доброкачественность, убивают максимум за несколько месяцев (в результате механического повреждения мозга) (см. **Глия**). Обнаружено, что один из пептидов яда скорпиона избирательно разрушает клетки глиомы. Интересно также отметить, что состав яда скорпиона зависит от преследуемой им цели; он или вызывает только боль, или обладает токсичностью.

**Глиотоксин.** Токсический фактор вирулентности, продуцируемый грибами *Aspergillus fumigatus*.

**Глиоцит.** От греч. *glia* – *клей* (глия) и *kytos* – *клетка*. Клетка глии (нейроглии).

**Глипикан.** Протеогликан внеклеточного матрикса (ВКМ), соединённый с плазматической мембраной при помощи С-концевой *гликолипидной* группы (гидрофобного гликозилфосфатидилинозитольного\* якоря (GPI-якоря), который называют также “мембранным якорем”), откуда и произведено название белка (см. **Протеогликаны, Заякоривание белков в мембранах**).

\*Глюкофосфатидилинозитол (ГФИ).

**Глицентин.** От греч. *glykys* – *сладкий* и греч. *enteron* – *кишка*. Пептид, состоящий из 100 аминокислотных остатков, имитирующий действие глюкагона. Был выделен из L-клеток подвздошной и толстой кишок.

**Глицерин (glycerin).** Трёхатомный спирт –  $C_3H_5(OH)_3$ , представляющий собой сладкую маслянистую жидкость – продукт омыления жиров и некоторых масел. Синоним – *глицерол*. Глицерин был открыт шведским химиком Карлом Вильгельм Шееле (1742–1786), на счету которого и многие органические кислоты, такие как молочная, лимонная, щавелевая, мочева и ряд др. аминокислот.

**Глицин (Gly)\*.** От *glykys* – *сладкий*. Самая простая по структуре аминокислота (аминоуксусная кислота –  $NH_2-CH_2-COOH$ ), обладающая сладким вкусом (откуда и возникло название). У этой аминокислоты нет боковой цепи, и с  $\alpha$ -атомом углерода соединены только два атома водорода (поэтому глицин не обладает хиральностью) (см. **Хиральность**). Глицин входит в состав глутатиона и участвует в биосинтезе креатина, пуринов и порфиринов, а также служит источником аминокислота в реакциях переаминирования. Глицина много в составе муреина бактериальных стенок (см. **Муреин**). В ЦНС глицин выступает в качестве “тормозного” нейромедиатора или комедиатора глутамата, связываясь через глициновый

участок с рецепторами NMDA (N-метил-D-аспартатными рецепторами), представляющими собой ионные каналы (см. **Нейромедиаторы**). В клинической практике глицин используется как ноотропное средство.

\*Глицин был выделен из желатина ещё в 1820 г. Интересно отметить, что название аминокислоты полностью совпадает с латинским названием зернобобовой культуры сои (*Glycine hispida*).

**Глицирризины.** От названия солодки – *Glycyrrhiza* – травянистого растения из семейства бобовых. Главные ингредиенты (гликозидные тритерпеноиды) солодкового корня (лакрицы, лакричника). Соединения со сладким вкусом, которые используются как отхаркивающее (разжижающее слизь) средство. Глицирризин в составе солодкового корня содержит две молекулы глюкуроновой кислоты в связанном состоянии (см. **Глюкуроновая (D-глюкуроновая) кислота**). Тритерпеноиды солодки, особенно *глицирризиновая кислота*, способны образовывать *клатраты*, связывающие токсические соединения и различные фармаконы. Поэтому солодковый корень издревле используется как антидот при многих отравлениях. Кроме того, клатраты некоторых фармаконов с глицерризиновой кислотой позволяют снизить терапевтические дозы препаратов в десятки, и даже в сотни раз! Глицирризиновая кислота также защищает ткани от токсических веществ, играет роль иммунорегулятора (индуктора  $\gamma$ -интерферона) и способна ингибировать опасные вирусы (например, ретровирусы HTLV, вызывающие опухоли\*). Под названием *ниглизин* входит в состав перспективных антиВИЧ препаратов.

\*HTLV вирусы приводят к злокачественной трансформации CD4<sup>+</sup> Т-клеток через способность вирусного белка *Tax* активировать синтез интерлейкина-2 (IL-2) и рецепторов к нему, в то время как от ВИЧ эти клетки просто погибают (см. **Интерлейкины**).

**Глия.** От греч. *glia* – *клей* (*glue, glio, gloios* – *клейкое вещество*, англ. *mucilage*). Клетки головного и спинного мозга, образующие строуму органа, а также стромальные клетки шишковидной железы (*corpus pineale*), нейрогипофиза и сетчатки глаза, заполняющие пространство между нейронами и капиллярами. Отличительным продуктом дифференцировки клеток глии является белок S-100. К глие относятся *астроциты*, *олигодендроциты\** и *иванновские клетки*. В головном мозгу человека глиальных клеток в 10–15 раз больше, чем нейронов; 85 % массы мозга приходится на глию. Для клеток глии характерны следующие функции: 1. Игруют роль опорных и трофических элементов для нейронов (обеспечивают нейрохимический гомеостаз мозга). 2. Разделяют и изолируют нейроны друг от друга. 3. Игруют роль “уборщиков” мозга (см. **Микроглия**). 4. Формируют гематоэнцефалический барьер между капиллярами и мозгом\*\*. 5. Образуют миелин мягкотных волокон (миелиновую оболочку). 6. Участвуют в формировании нейрональных синапсов и контролируют их активность (синапс формируется не только пресинаптическим и постсинаптическим нейронами, но и при участии

глиальной клетки). 7. Глия может проводить и свои сигналы, путём распространения волн ионов кальция и освобождения ГАМК и глутамата. С повышением эволюционного уровня развития организмов относительное количество глиальных клеток, по сравнению с нейронами, возрастает и становится максимальным у человека\*\*\*. Синоним – *нейроглия*.

\*Олигодендроциты обладают тормозной активностью и используют основной тормозной нейромедиатор ГАМК.

\*\*Гематоэнцефалический барьер ограждает головной мозг от проникновения возможных нежелательных агентов (патогенов, токсических субстанций), циркулирующих в крови.

\*\*\*Показано, что мозг А. Эйнштейна отличался особенно развитой глией (преобладанием астроцитов) в теменной доле по сравнению с мозгом среднестатистического человека.

**Глобиферный.** От лат. *globus* – шар и греч. *phero* – несу. В буквальном смысле, несущий шары, например, *глобиферные* педицеллярии скелета морского ежа.

**Глобулин-акцелератор.** От лат. *globula* – шарик, греч. *protein* – белок и лат. *acceleratio* – ускорение. Растворимый β-глобулин, содержащийся в плазме крови (синтезируется в печени) и кровяных пластинках – компонент активатора протромбина – кровяного тромбопластина. Связывается с мембраной тромбоцитов и активируется протромбином. Синонимы – *AK-глобулин*, *фактор V* (фактор свёртывания крови V), *проакцелерин*.

**Глобулины.** От лат. *globula* – шарик (англ. *a little ball*) и греч. *protein* – белок. Простые белки животного и растительного происхождения, нерастворимые в чистой воде, но растворимые в водных растворах солей. К глобулинам животного происхождения относятся, например, семейство белков плазмы крови, содержащих в молекуле липидные или углеводные группы и подразделяемых фракционированием на несколько подгрупп (главные α-, β- и γ-глобулины). Из других глобулинов хорошо известны: *лактоглобулин* молока, *фибриноген* (предшественник фибриллярного белка *фибрина*), различные *иммуноглобулины*. Глобулины участвуют во многих физиологических процессах. Из растительных глобулинов известны *легумин* из семян гороха (см. **Альбумины**), *фазеолин* из семян фасоли (от лат. названия фасоли *Faseola*), *эдестин* из конопли, *глицинин* из сои и ряд др. белков.

**Глобуляризация.** От лат. *globulus* – шарик < *globus* – шар. Термин для обозначения процесса округления формы черепной коробки в процессе эволюции у представителей вида *Homo sapiens* по сравнению с другими представителями рода *Homo*.

**Гломерулонефрит.** От лат. *glomerulus*\* – клубочковый, греч. *nephros* – почка и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Заболевание почек, характеризующееся повреждением почечных клубочков.

\*От лат. *glomerio* (*glomus*) – *сматывать в клубок, комок, шарик*.

**Гломерулопатия.** От лат. *glomerulus* – *клубочковый* и греч. *pathos* – *страдание, болезнь*. Любое поражение клубочковой ткани почек.

**Гломерулярный.** От лат. *glomerulus* – *клубочковый*. Относящийся к клубочковой ткани почек или повреждающий её.

**Гломус.** От лат. *glomus* (*glomera*) – *шарик, клубок*. 1. Параганглий, схожий с ганглиями вегетативной нервной системы (скопление нейросекреторных, хромоаффинных клеток, продуцирующих катехоламины). 2. Клубки извитых сосудов (артериовенозные анастомозы), окружённые соединительнотканной капсулой. Расположены в подушечках пальцев рук и ног, кистях и стопах, ушных раковинах, ногтевом ложе и др. частях тела. Регулируют ток крови и температуру тела.

**Глорин.** Акразин миксомицетов *Polysphondilium violaceum* (см. **Акразин**). Представляет собой дипептид глютаминовой кислоты и лактамового кольца орнитина (М. масса 327). Название получил от сокращённого обозначения этих аминокислот – Glu и Orn.

**Глоттис.** От англ. *glottis* – *голосовая щель*. Клапан в шее у крокодила, препятствующий попаданию воды в лёгкие, когда животное находится под водой.

**Глохидий.** От греч. *gloche* – *заострённый* и *eidos* – *сходство, вид*. Наконечник стрелы. Паразитическая личинка двустворчатых моллюсков, например, жемчужниц. Глохидии пресноводных жемчужниц (*Margaritifera*) паразитируют на жабрах лососевых рыб, выделяя особые пептиды и гликопротеиды, изменяющие жизненный цикл хозяев, в результате чего рыба после нереста не погибает, а остаётся жить в пресной воде (реке).

**Глюкагон.** От греч. *glykys* – *сладкий* и *gone* – *порождающее*. Гликогенолитический фактор – гормон полипептидной природы (состоит из 29 аминокислотных остатков), секретруемый  $\alpha$ -клетками поджелудочной железы. Обладает контринсулярным действием\*, активируя фосфорилазу печени\*\*, вызывающую гликогенолиз – распад гликогена и, как следствие, повышение уровня глюкозы в крови (при диабете усиливает проявление болезни). Стимулирует поглощение печенью аминокислот из крови и *глюконеогенез*. Снижает моторную и секреторные функции желудка, а также секреторную функцию поджелудочной железы. Кроме поджелудочной железы глюкагон образуется и в А-клетках слизистой оболочки желудка. Из L-клеток подвздошной и толстой кишок выделены пептиды с глюкагоноподобной иммунореактивностью (см. **Глицентин**).

\*В клинической практике для устранения (купирования) гипогликемии парентерально (подкожно или внутримышечно) вводят 0,5–2 мг кристаллического глюкагона.

\*\*Подобным действием обладает и адреналин, но только в мышцах.

**Глюканы.** От греч. *glykys* – *сладкий* и суффикса *ан*, указывающего на то, что это *полисахариды*. Полисахариды клеточных стенок дрожжей

и грибов.  $\beta$ -глюканы грибов обладают антираковыми свойствами, особенно выраженными против некоторых форм рака груди.

**Глюкозаминогликаны.** Полисахариды (мукополисахариды) соединительной ткани, в том числе и кости, направляющие кристаллизацию материала кости (сюда же относятся и протеогликианы). Разрушаются под действием фермента *гиалуронидазы* (см. **Мукоиды**).

**Глюкокортикоиды.** От греч. *glykys* – *сладкий*, лат. *cortex* – *кора* и греч. *eidos* – *сходство*. Кортикостероидные гормоны, образующиеся в основном в пучковой зоне коры надпочечников. Относятся к гормонам *антианаболического* и *катаболического\** действия, отвечающим за развитие стрессовых реакций организма и обеспечение перmissive (разрешающей) роли в действии катехоламинов на гладкую мускулатуру. У человека главный глюкокортикоид – *кортизол*, уровень которого быстро повышается в крови при остром стрессе и обеспечивает адаптацию организма при длительном напряжении. Глюкокортикоиды также подавляют развитие воспалительных реакций и являются иммуносупрессантами. В клинической практике для этих целей давно используют преднизолон (преднизон) (см. **Кортизол**).

\*Название получили из-за своего наиболее важного метаболического эффекта – стимуляции *глюконеогенеза* – катаболического действия кортизола на белки. Под влиянием высокого уровня кортизола аминокислоты в печени превращаются в глюкозу. Подавляется также использование глюкозы клетками тела, в том числе за счёт подавления секреции инсулина, в результате чего возрастает уровень гликемии. При длительном действии *глюкокортикоидов* (стресс) проявляется их диабетогенный эффект (см. **Стресс**).

**Глюкуронид.** От греч. *glykys* – *сладкий*, *uron* – *моча* и *eidos* – *сходство, вид*. Гликозид глюкуроновой кислоты.

**Глюкуроновая (D-глюкуроновая) кислота.** От греч. *glykys* – *сладкий* и *uron* – *моча\**. Одноосновная уроновая (гексуруновая) кислота – продукт окисления первой гидроксильной группы (атом углерода 6) D-глюкозы в карбоксильную группу. Глюкуроновая кислота широко распространена в органическом мире. У животных она входит в состав кислых мукополисахаридов, а у растений – в состав гемицеллюлоз, пектиновых веществ, некоторых растительных слизей, тритерпеновых сапонинов и камедей\*\* (см. **Полиуриониды**). Входит также в состав некоторых бактериальных полисахаридов. В организме человека функционирует как конъюгат, участвующий в инактивации многих ксенобиотиков (в том числе ядовитых и лекарственных соединений), а также некоторых продуктов обмена веществ, которые выводятся из организма с мочой в виде *глюкоронидов* (глюкоуронатов, гликозидов глюкуроновой кислоты).

\*Свободная *глюкуроновая кислота* была обнаружена в небольших количествах в моче, откуда и произошло её название.

\*\*У многих организмов является предшественником в биосинтезе аскорбиновой кислоты.

**Глютаматы (глутаматы).** От лат. *gluten* – *клей, клейкий*. Соли и сложные эфиры глутаминовой кислоты (а также остаток самой аминокислоты, входящий в их состав) (см. **Глутаминовая кислота (глутаминовая кислота, Glu)**).

Известен так называемый *синдром китайского ресторана*, сопровождающийся болями в груди, гиперемией лица и чувством жжения в различных участках тела, вызванный приёмом в пищу глутамата натрия (см. **Хеморецепция**). Избыток глутамата в любых отделах нервной системы оказывает токсический эффект.

**Глутамин (Gln).** От лат. *gluten* – *клей, клейкий* и *амин*.  $\delta$ -Амид глутаминовой кислоты, образующийся в печени и головном мозгу при соединении глутаминовой кислоты с аммиаком или при окислении пролина. Входит в состав белков и присутствует в чистом виде в крови и тканях. Расщепляется в почках под действием глутаминазы с освобождением аммиака.

**Глутаминовая кислота, (глутаминовая кислота, Glu).** Каноническая (протеиногенная) аминокислота с двумя карбоксильными группами, входящая в состав белков. В обменных процессах играет ключевую роль в катаболизме аммиака и, наряду с глутамином, используется как донор аминогруппы в реакциях трансминирования. Является также ключевым возбуждательным медиатором (нейромедиатором) головного мозга, обеспечивающим глутаматэргическую сигнализацию\*. Связывается с рецепторами двух типов, расположенными на поверхности нейронов, один из которых – *ионотропный* (канальный рецептор на постсинаптической мембране), а другой – *метаботропный* (см. **Метаботропные рецепторы**). В свою очередь выделяют два вида канальных рецепторов: один – *NMDA*-рецептор (*N*-метил-*D*-аспартат рецептор) – делает синапс более возбудимым, а другой *AMPA*-рецептор (связывает  $\alpha$ -амино-3-гидрокси-5-метил-4-изоксазолпропионовую кислоту (**acid**)) делает синапс менее возбудимым. Кроме того, эта аминокислота, оберегает головной мозг от образующегося в нём при обменных процессах аммиака (суммарная реакция: *глутамат* +  $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{глутамин} \rightarrow \text{кровоток}$ ) (см. **Нейромедиаторы, Глютаматы**). Синоним – *глутамат (глутамат)*.

\*Почти 90 % возбуждающих синапсов коры головного мозга используют *глутамат*. Поскольку глутамат является основным возбуждающим медиатором коры головного мозга, считается, что глутаматные синапсы потребляют до 90 % энергии, идущей на поддержание работы мозга.

Интересно отметить, что гребневики (*Stenophora*, которые существуют ~500 млн. лет), имеющие особый тип древнейшей нервной

системы, используют только один тип нейротрансмиттеров – глутамат, но у них в геноме закодированы к нему множество различных рецепторов.

**Глютатион (GSH)\*.** Природный клеточный трипептид, содержащий остатки глутаминовой кислоты, цистеина и гликокола (глицина) (Glu-Cys-Gly). Встречается во всех клетках. Очень сильный восстановитель, в котором окисляется сульфгидрильная группа –SH (*окисленный* глютатион действует как акцептор водорода, а *восстановленный* – как донор водорода). Защищает от окисления и инактивации белки-ферменты, содержащие SH-группы. Окисленный глютатион восстанавливается *глютатионредуктазой*. К восстановителям относятся также аскорбиновая кислота и L-цистеин.

\*Открыт выдающимся английским биохимиком Фридериком Гопкинсом (1861–1947). Название дано от лат. *gluten* – *клей, клейкий* и греч. *theion* – *сера*.

**Глютеины.** От лат. *glutis, gluten (glutineus)* – *клей, клейкий* и греч. *protein* – *белок*. Простые белки (такие как *глютенин, глиадин*), содержащиеся в злаковых растениях (главным образом в семенах, где вместе с *проламинами* составляют запасные белки эндосперма). При выпечке хлеба формируют его сетчатую структуру. Синоним (в технологии хлебопечения) – *клейковина*. Зерновые, например, пшеницы с высоким содержанием белков называют *сильными* (см. **Глютен**). Синоним – *глутелины*.

**Глютен.** От лат. *gluten (glutineus)* – *клей, клейкий*. Группа нерастворимых простых волокнистых белков пшеницы и других зерновых культур\*, в состав которой входят *глиадин, глютененин* и ряд других белков (см. **Глиадин, Глутелины**). Глютен обогащён глутамином и пролином и обладает особой структурой, препятствующей его полному перевариванию в кишечнике (особенно при дефиците альфа-трипсина). В результате глютен расщепляется до пептидов, а не отдельных аминокислот. У здоровых людей эти пептиды выводятся из кишечника, а у людей, склонных к целиакии, запускают аутоиммунную реакцию, приводящую к воспалительным процессам в слизистой оболочке тонкого отдела кишечника, что при хроническом течении способствует опухолевой трансформации клеток кишечного эпителия\*\* (см. **Целиакия**). Синоним – *клейковина*.

\*При замешивании муки с водой глютен образует плёнку, сдерживающую образующийся при брожении углекислый газ, что создаёт особую структуру хлеба. Мука, обогащённая глютенем, лучше подходит для изготовления хороших сортов хлеба и макаронных изделий.

\*\*Следует добавить, что образующийся при поджаривании хлебной корочки *оксиметил фурфурол* представляет собой сильный канцероген!

**Глютинанты.** От лат. *gluten* – *клей, клейкий*. Тип стрекательных капсул (клеток) у гидры, содержащих приклеивающуюся к добыче стрекательную нить (откуда и возникло название).

**Глюциды.** От греч. glykys – *сладкий* и eidos – *сходство, вид*. Обобщённое название углеводов.

**Гной.** Выпот жёлто-зелёного или сероватого цвета, образующийся при гнойном воспалении (инфекции *пиогенными микроорганизмами*) и содержащий распадающиеся ткани, лейкоциты, бактерии, ферменты и др. белки. Интересно отметить, что зелёный цвет гноя обусловлен присутствием *миелопероксидазы*, имеющей зелёный цвет. Фермент изначально содержится в больших лизосомных гранулах нейтрофилов (полиморфноядерных лейкоцитов)\* и катализирует реакцию между перекисью водорода и ионом хлора с образованием гипохлоритного иона (СЮ), обладающего мощным бактерицидным действием (см. **АФК**).

\*Макрофаги не имеют миелопероксидазы.

**Гнотобиология.** От греч. gnōtos – *известный, указанный*. Раздел экспериментальной биологии и медицины, изучающий организмы в известных (главным образом, стерильных) условиях – так называемые “безмикробные организмы”, содержащиеся при отсутствии вирусов, бактерий и микроскопических грибов\*. Стерильных животных получают путём извлечения плода из матки (см. **Гистеротомия**). С помощью гнотобиологических методов выращивают также животных, микрофлора которых состоит из известных видов микроорганизмов, с целью изучения механизмов их взаимодействия с макроорганизмом-хозяином (см. **Микробиом**). Синоним – *гнотобиотика*.

\*Разработать соответствующую аппаратуру и приготовить стерильные диеты впервые удалось в конце 40-х годов американскому учёному Джеймсу Рейнирсу с сотрудниками.

**Гнотобиотика.** От греч. gnōtos – *известный, очевидный* и biote (biotot) – *жизнь*. Выращивание лабораторных животных в контролируемых (стерильных) условиях.

**Гнотобиоты.** От греч. gnōtos – *известный, очевидный* и biotot – *жизнь*. 1. Безмикробные, выросшие в стерильных условиях животные. 2. Животные с известным составом микроорганизмов.

**Голобластичность.** От греч. holos – *целый* и blastos (βλαστος) – *росток, зародыш*. 1. В общей эмбриологии этот термин используется для описания формы дробления яйца, при которой наблюдается меньшее участие яйца в развитии внезародышевых образований (см. **Меробластичность**). 2. Термин также обозначает участие в дроблении всей массы яйцеклетки. Такой тип дробления характерен, например, для изолецитальных и умеренно телolecитальных яиц.

**Гологамия.** От греч. holos – *целый*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Половой процесс, при котором сливаются целиком две особи, не отличающиеся морфологически от своих бесполок собратьев. *Гологамия* встречается у некоторых жгутиковых, например, хламидомонад (*Chlamydomonas*) и одноклеточных водорослей.

**Голокриновый.** От греч. holos – *весь, целый* и krino – *выделяю*. Например, голокриновый тип секреции, когда содержимое клетка целиком превращается в секрет, поступающий наружу из секреторирующих желёз.

**Голомиктия.** От греч. holos – *весь, целый* и англ. mix – *смешивать*. Например, голомиктические водоёмы (озёра) – водоёмы с полным перемешиванием воды (см. **Меромиктический**).

**Голонефрос.** От греч. holos – *весь, целый* и nephros – *почка*. Почка, имеющая в каждом сегменте тела канальцы (такие почки характерны для личинок миксин и безногих амфибий). Передний, функционирующий отдел в таких почках называют *предпочкой*, или *пронефросом*. У взрослых миксин *пронефрос* редуцируется (см. **Опистонефрос**, **Мезонефрос**).

**Голопросэнцефалия (голопрозэнцефалия).** От греч. holos – *весь, целый*, proso – *передний*, enkephalos (enkephalon) – *головной мозг* и -ia – *условия*. Аномалия развития, выражающаяся в нарушении дифференцировки переднего мозга на правое и левое полушария (в том числе и мозговые доли), а также в *микроцефалии*, в неправильном формировании лица (“заячья губа”, “волчья пасть”, *циклопия\**, одиночный верхнечелюстной зуб-резец). Патология обусловлена кумулятивным действием мутаций, возникающих не менее, чем в восьми генах, участвующих в процессах регуляции морфогенеза. Наиболее часто с *голопросэнцефалией* ассоциирован мутантный морфоген “*Sonic hedgehog*” (“ёжик Соник”) (см. **Ген “Sonic hedgehog”**). Предполагают, что индивидуальный разброс тяжести отклонений зависит от проявления *генов-модификаторов*. Внутриутробная частота проявления аномалии довольно высокая (1:250 зачатий), но за счёт спонтанных аборт падает до 1 случая на 16000 новорождённых.

\*От греч. Kyklops – Циклопы\*\* – одноглазые великаны из древнегреческой мифологии, сыновья Урана и Геи. Циклопия – тяжёлая патология развития, при которой у плода формируется единственный глаз, к тому же часто расположенный посередине лба. Такие новорождённые не выживают.

\*\*Циклопы – в основном пресноводные ракообразные отряда веслоногих (длиной 1–5 мм). Имеют непарный лобный глазок.

**Голоэнзим.** От греч. holos – *весь, полный*. Буквально, *полный энзим* (фермент). Например, инициация транскрипции у прокариот осуществляется голоэнзимом РНК-полимеразы, состоящем из собственно РНК-полимеразы и соединённого с ней  $\sigma$ -фактора, который необходим для узнавания промотора. Синоним – *голофермент*.

**Голые землекопы (*Heterocephalus glaber*)\*.** Млекопитающие отряда грызунов, выделенные в отдельное семейство и получившие название “крысокрыты” или “кротокрысы”. Обитают в Восточной Африке (Эфиопия, Кения, Сомали). Впервые были обнаружены в 1842(5?) году в Эфиопии немецким зоологом Эдуардом Рюппелем. Обладают рядом уникальных свойств и особенностей. Имеют удлинённое (до 10 см), розоватое, сплошь голое, морщинистое тело с большой головой

и мощными челюстями. Живут колониями (до 300 особей, разделённых по функциональным обязанностям на касты) под землёй, прокладывая (даже в каменных породах) непропорционально длинными и крепкими резцами разветвлённые ходы и камеры (например, строят “отхожие места” – отдельные камеры для экскрементов). Голые землекопы способны жить при низком парциальном давлении кислорода (как рыбы), переносят отравление угарным газом (СО) и цианидами и, по-видимому, не чувствуют боли, которая для остальных животных играет, прежде всего, защитную, охранительную роль. Не реагируют на перечный *капсаицин*, являющийся сильным раздражителем для слизистых оболочек, а также для кожи животных и человека (см. **Капсаицин**). У голых землекопов нет чёткого режима активности; спят они беспорядочно, а едят мало. При неблагоприятных условиях жизни зверьки переходят в состояние анабиоза, с понижением температуры тела ниже критической по сравнению с остальными впадающими в спячку теплокровными животными. У голых землекопов нарушена способность к терморегуляции, что способствует экономии энергии. Необычная для млекопитающих социальная организация землекопов подобна организации общественных насекомых (пчёл, муравьёв, термитов). Колонией управляет репродуктивно активная самка-королева (царица) – самая большая и самая длинная особь, контролирующая размножение других особей с помощью особых феромонов, блокирующих у них репродуктивные механизмы. Складывается впечатление, что другие особи и не помышляют о размножении, занимаясь хозяйственными делами – защищают и кормят главную самку и её “мужей” (коих у неё от одного до трёх), строят ходы и заботятся о “королевском” потомстве, выкармливая его. В результате для самки-королевы и её “мужей” создаются условия, при которых отпадает необходимость вести борьбу за жизнь, т. е. выключается обязательный для всех организмов естественный отбор\*\*. В то же время, поскольку размножаются только одни королевы, постольку эволюционируют также только они одни. При этом за право стать королевой у претендующих самок идёт жестокая борьба. Во время беременности у королевы-самки наблюдается удивительный феномен – её позвонки сильно растягиваются, и длина тела возрастает, превосходя длину тела простых особей в 2–3 раза. Но наиболее интересны две другие недавно обнаруженные особенности голого землекопа. Во-первых, сверхвысокая для животного с таким небольшим размером тела продолжительность жизни (до 30 и более лет), причём без признаков старения. (Для обозначения этого феномена даже существует термин “пренебрежимое старение”, говорящий о том, что смертность не зависит от возраста, т. е. имеет линейный, а не экспоненциальный характер, который присущ абсолютноному большинству других животных, включая человека. К примеру, лабораторные мыши живут не более 3 лет, а землеройки – 1,5 лет, при этом классически старея.)

Во-вторых, полное отсутствие опухолевых заболеваний\*\*\*. Установлено, что у голого землекопа повышенный уровень теломеразной активности, и высокое содержание двух регуляторных белков – ингибиторов циклинзависимых киназ – p16 и p27, ответственных за подавление пролиферативной активности клеток (показано, что пролиферативная активность фибробластов голого землекопа в культуре снижена). В 2011 г. был расшифрован геном голого землекопа.

\*От греч. heteros – *другой*, лат. Cephalus – Кефал (имя аттического юноши-охотника, возлюбленного Авроры) (кефалон – *голова*, вспомните, слово кефаль), glaber – *безволосый, голый*. Русское название “землекоп” предложил академик В. П. Скулачёв.

\*\*Но каким образом тогда отбирались эволюцией наиболее долгоживущие экземпляры, и эта их особенность закреплялась и наследовалась?

\*\*\*В специальном исследовании было обследовано более одной тысячи трупов голых землекопов, и не было выявлено ни одного случая явного ракового заболевания. Известно, что лабораторные мыши к возрасту трёх лет почти поголовно страдают теми или иными опухолевыми заболеваниями. В начале 2016 г. были опубликованы данные о трёх случаях раковых заболеваний и ещё трёх случаев с признаками раковых заболеваний у голых землекопов, живших в неволе и полученных, скорее всего, путём близкородственного скрещивания. В одном случае была диагностирована аденокарцинома в подмышечной области у особи, возрастом 22 года, полностью исчезнувшая через три месяца после её обнаружения. Во втором случае у 20-летнего самца посмертно (погиб не сам, а был усыплён!) была обнаружена карциноидная опухоль желудка. Следует отметить, что это были случаи какого-то странно медленного рака. Одно из объяснений феноменальной продолжительности жизни землекопов строится на предположении, что для этих животных свойственна *неотения* (см. **Неотения**). Зверьки останавливаются в своём развитии в “подростковом возрасте”, и как бы надолго в нём “консервируются”. Уже известно, что у голого землекопа наблюдается более позднее половое созревание и отсутствуют наружная ушная раковина (при сохранном слухе), а у самцов мошонка, которые у мышей появляются на 20-й день развития. Ко всему прочему, у голого землекопа недоразвиты и лёгкие, которые и остаются такими на всю жизнь.

**Гомеобокс.** От греч. homoios – *одинаковый, подобный* и англ. box – *коробка*. Участок гена длиной примерно 180 пар нуклеотидов, кодирующий белковый домен (гомеодомен), способный специфически связываться ДНК. Гомеобоксы характерны для *гомеозисных генов* (располагаются у края некоторых гомеозисных генов), ответственных за регуляцию процессов развития. Гомеобоксные белки регулируют экспрессию генов во время развития организма (см. **Гомеозисные гены**).

**Гомеодомен (homeodomain).** От греч. homoios – *одинаковый, подобный* и фр. domain < лат. dominium – *владение*. ДНК-связывающий мотив (участок) в молекулах некоторых транскрипционных факторов, взаимодействующий с последовательностью в ДНК, называемой *гомеобоксом*. Белки, содержащие гомеодомены, работают переключателями генетических программ развития многоклеточных организмов.

**Гомеозис.** От греч. homoios – *одинаковый*. Термин, предложенный английским генетиком Уильямом Бэтсоном (W. Bateson, 1861–1926), для обозначения процесса развития организмов. В более специальном смысле *гомеозис* – изменение органа или участка тела у особей одного вида, при котором приобретает сходство с соответствующим органом или участком тела другого вида. В этом смысле существует более точный термин – *гомеоморфия (гомеоморфизм)* – *одинаковая форма*.

*“Природа умеет ценить свои удачные творения”.*  
Роберт А. Гуд (американский иммунолог и педиатр).

**Гомеозисные гены (Нох-гены).** От греч. homoios – *одинаковый* и англ. box – *коробка (гомеобокс)*. Кажется, что организму безразлично, где и каким образом расположены большинство генов. Но есть гены, где это безразличие безоговорочно и очень жёстко отменяется. Это касается гомеозисных генов, кодирующие регуляторные белки, управляющие экспрессией других генов, контролирующих развитие частей тела (сегментов тела от головы до хвоста) и ответственных за процесс эмбрионального развития. Эти гены поразительно единообразные по структуре и функциям от беспозвоночных (иглокожих, червей и мух), до птиц, животных и человека\*. Отсюда следует важный эволюционный вывод – существует явная общность происхождения всех многоклеточных организмов от одного многоклеточного предка. Нох-гены располагаются на хромосомах блоками (кластерами) с чётко установленным порядком следования друг за другом. Очередность этих генов имеет важный биологический смысл\*\* (в отличие от других генов, которые могут быть “разбросанными” по разным локусам и разным хромосомам) (см. **Нох-кластеры**). Гомеозисные гены включают программу развития каждой исходной клетки зародыша, в зависимости от её первоначальной локализации в эмбрионе по отношению к другим клеткам. Все Нох-гены содержат внутри одинаковую последовательность – *гомеобокс (гомеоблок)*, длиной в 180 нуклеотидов (см. **Гомеобокс**). (Гомеобокс Нох-гена кодирует фрагмент белка, с помощью которого последний прикрепляется к ДНК и регулирует экспрессию других генов (“включает” или “выключает” их).) Продукты гомеозисных генов, управляемых генами сегментации, определяют порядок активации генов в каждой клетке и стимулируют превращение пластов клеток в те или иные сегменты тела (сегмент головы, сегмент груди, абдоминальный сегмент и т. д.).

Считается, что управляющие сигналы формируются как градиенты некоторых регуляторных веществ, которые через соответствующие рецепторы запускают экспрессию зависимых от рецепторов, последующих в цепочке генов. Таким образом, включение гомеозисных генов зависит от координат точной локализации клетки в эмбрионе. Гомеозисные гены различаются по зонам ответственности и масштабности своего действия. У дрозофилы существует кластер из восьми гомеозисных генов, собранных вместе на одной хромосоме, и каждый из генов контролирует развитие своего сегмента тела. Первые три гена (гены комплекса *Antennapedia (Antp-C)*) контролируют развитие головы, четвёртый – шейного отдела, пятый – груди, шестой и седьмой (*Bithorax (BX-C)*) – брюшка, а восьмой – отдельных образований на брюшке. Они также отвечают за развитие цветов у растений и, в свою очередь, находятся под контролем генов сегментации. Синонимы – гены-комплексы, гомеобоксные гены.

\*Это классический пример высочайшей консервативности генов и сохранности определённых сегментов хромосом.

\*\*При этом впереди лежащие гены отвечают за развитие головных сегментов, а задние – за развитие каудальных частей тела. В точном и неизменном размещении любых других генов на хромосомах в большинстве случаев нет никакой видимой логики и, возможно, большой нужды.

**Гомеология (гомология).** От греч. *homoios* – *одинаковый, подобный* и *logos* – *слово*. Консервативность в расположении генов у разных даже очень отдалённых\* видов организмов. Опыты по перекрёстной гибридизации ДНК разных видов организмов с кариотипами других видов показали наличие в хромосомах зон гомеологии и даже в некоторых случаях полную гомологию хромосом. Например, хромосома 17 человека имеет полную гомологию с соответствующими хромосомами свиньи, лошади и быка или с целыми плечами хромосом шимпанзе, макаки, овцы, оленя-мунжака и кита-финвала.

\*Обнаружено, что в 14-ой хромосоме человека в локусе *AD3* расположены 3 гена, примыкающие к гену *c-fos*. В геноме рыбы *Fugu rubripes* обнаружены эти же гены, и они также примыкают к локусу *fos*.

**Гомеопатия.** От греч. *homoios* – *одинаковый* и *pathos* – *страдание*. Метод лечения\*, в основе которого лежит теория о том, что больного человека можно излечить, подвергнув воздействию сильно разбавленной субстанции, которая у здорового человека вызовет симптомы, подобные симптомам заболевания. Врачи-гомеопаты считают, что предельно малые концентрации запускают природные механизмы, уменьшающие симптомы заболевания, приводя к излечению. Однако существует очень серьёзная критика такого метода лечения, показывающая, что гомеопатия **биологически неправдоподобна и практически бесполезна!** Примером таких бесполезных препаратов может быть французский препарат “Оциллококцидум”, который рекомендуют при простудах и гриппе\*\*.

\*Основатель гомеопатии – немецкий врач Самуэль Ганеман (Ханеман, Hahnemann 1755–1843). Гомеопатию следует считать откровенным шарлатанством, направленным только на извлечение нечестных доходов.

\*\*Название препарата произведено от неких колеблющихся (осциллирующих, от лат. *oscillum* – качание) кокков, якобы присутствующих в крови больных гриппом, а также в печени барбарийских уток, из печени и сердца которых (ингредиент *Anas barbariae* 200 СК HPUS) и приготовлен препарат, путём последовательных разведений водой 1/100 и повторности процедуры разведений достигающей 200 раз!

**Гомеостаз\***. От греч. *homoios* – *одинаковый* и *stasis* – *неподвижность (состояния)*. Основной принцип развития и становления многоклеточности – относительное обособление организма от переменчивой внешней среды и создание своей регулируемой внутренней среды, отличающейся постоянством. У высших организмов внутренняя среда представлена *кровью, лимфой, глимфой и интерстициальной жидкостью*. Относительное динамическое равновесие (устойчивый в норме эквilibrium, подобный ваньки-встаньки) и постоянство химического состава и физико-химических свойств внутренней среды\*\* и некоторых физиологических функций организма и носит название *гомеостаза*. Эта способность организма сохранять равновесие своей внутренней среды в условиях, изменяющейся внешней среды основана на *норме реакции\*\*\** и обеспечивается сложной системой адаптационных механизмов, направленных на устранение или ограничение факторов, действующих на организм, как из внешней, так и из внутренней среды. Система гомеостаза поддерживается и регулируется иммунной системой, обезвреживающей не только различные патогены, токсины и инородные вещества, но и (в норме!) клетки собственного тела, отклонившиеся в своём развитии. В такую “внутреннюю борьбу” вовлечены клетки-киллеры, фагоциты-макрофаги и другие иммунные клетки, продуцирующие антитела. В этом смысле иммунная система возникла как регуляторная (сдерживающая) надстройка над всё возраставшей пролиферативной активностью, обеспечивающей рост многоклеточных организмов, и дававшей, вследствие этой активности, сбои, приводящие к аномалиям развития, или к возникновению опухолей. Выражением *гомеостаза* является наличие ряда *биологических констант* – устойчивых количественных показателей, характеризующих нормальное состояние организма.

\*Термин введён в 1929 г. американским физиологом, исследователем нейрогуморальных взаимодействий, Уолтером Брэдфордом Кенноном (1871–1945) и отражает способность организма приспособляться к изменяющимся условиям среды.

\*\*Понятие о *постоянстве внутренней среды организма* ввёл в биологию великий французский физиолог и врач Клод Бернар

(Bernard, 1813–1878) в своих “Лекциях о телесных жидкостях”, прочитанных в 1855–1856 гг. Клоду Берналу принадлежит афористичная мысль: “Постоянство внутренней среды – залог свободной жизни”. Развивая идеи Клода Бернара применительно к микросреде центральной нервной системы, английский физиолог Джозеф Баркрофт (Barcroft, 1872–1947) писал: “Постепенно, веками, постоянство внутренней среды регулировалось со всё возрастающей точностью до тех пор, пока, в конце концов, эта регуляция не достигла такой степени совершенства, при которой смогли развиться человеческие способности, и человек смог познавать мир вокруг себя в терминах абстрактного знания”.

\*\*\*Свойство любого признака организма или его отдельного параметра варьировать в определённых пределах, обусловленных генотипом (см. “**Норма реакции**”).

**Гомеотические (гомейотические, гомойотические) мутации.** От греч. homoios – *подобный*. Мутации, проявляющиеся резко выраженными фенотипическими изменениями, при которых тот или иной орган животного приобретает строение, характерное для другого органа – особая форма уродства. Другими словами, мутации, заставляющие определённую часть тела развиваться так, как это свойственно другой части тела, т. е. при таких мутациях развитие одного сегмента тела происходит по типу другого сегмента. Например, одна из мутаций у дрозофилы (*aristapedia* или *antennapedia*) превращает усики (антенны) в дополнительную пару конечностей, расположенных на голове, другая (*tetraptera*) – рудиментарные крылья – жужжальца превращает в почти нормально развитые крылья. Ещё одна гомейотическая мутация, названная *nasobemia*\*, приводит к формированию ноги из щупика! Эти факты показывают, что у единичной мутации может быть очень сложный и изощрённый по проявлению эффект. Синоним – *гомеозисные мутации*.

\*Название получила от имени придуманного немецким поэтом Христианом Моргенштерном фантастического животного “Nasobem”, которое ходило на носу.

**Гоминиды\***. От лат. hominidae < homo – *человек* и eidos – *сходство*. Термин *Hominidae* обозначает самое высокоорганизованное семейство человекообразных обезьян, включающее современного человека и его непосредственных предшественников, систематика которых довольно сильно запутана, а также другие виды вымерших представителей рода *Homo*, которых можно объединить термином гоминины, т. е. собственно люди (*Homininae*) (см. **Гоминины**, **Неандертальцы**, **Хоббиты**).

\*В ед. числе – гоминида.

**Гоминины.** От лат. hominum – *род человеческий*. Представители человеческой эволюционной линии. Предки людей (подсемейство гоминид), у которых впервые появилась способность к изготовлению каменных орудий. Выражаясь поэтично, *существа, впервые почувствовавшие скуку и научившиеся хитрить и лгать*. Относятся

к ранним видам – членам человеческого подсемейства – родственникам австралопитеков, от которых, как считается, пошла человеческая ветвь эволюции. До недавнего времени считалось, что гоминины обитали около 2 млн. лет назад в Южной Африке – колыбели человечества. Речь идёт об окаменелых останках нового вида древних людей *Australopithecus sediba*\*, возрастом  $1977 \pm 2$  тыс. лет, который рассматривают в качестве претендента на роль первого представителя рода *Homo*. Соответственно, вместо традиционной цепочки *A. afarensis* → *H. habilis* (человек умелый – самый примитивный представитель рода людей) → *H. erectus* (человек прямоходящий) предлагается новая последовательность *A. africanus* → *A. sediba* → *H. erectus*. Недавно (март 2015 г.) были обнаружены останки (фрагмент нижней челюсти) ещё одного гоминина\*\*, обитавшего на севере Африке ~2,8 млн. лет назад. Интересно, что найденной челюсти присущи признаки как *Homo*, так и австралопитека. К тому же следует учитывать, что это существо было практически современником знаменитой Люси (*Australopithecus afarensis*\*\*\*), анатомические особенности которой говорят о том, что афарский человек был способен жить на деревьях с одновременным хождением на двух ногах по земле (см. также **Бипедализм, Неандертальцы, Хоббиты**).

Что касается человека, то следует отметить, что его современные популяции значительно более гетерогенны, чем популяции гоминид (а также и других животных), а геном человека обладает наибольшей пластичностью и ярко выраженным полиморфизмом.

\*Седиба был открыт палеоантропологом из Йоханнесбурга (ЮАР) Ли Бергером (Lee Berger) в южноафриканской области, которая получила название “Колыбель человечества” (кости случайно обнаружил его 9-летний сын). В 2008 г. были обнаружены два полных скелета. Слово *sediba* на языке южноафриканского племени *sesoto* (сото) означает *фонтан, источник*.

\*\*Гоминина из местечка Леди-Герару (название места на северо-востоке Эфиопии, где были обнаружены останки).

\*\*\*Гоминин, возрастом 3,2 млн. лет, который был открыт в 1964 г. в Эфиопии английскими антропологами и археологами супругами Лики (см. **Бипедализм**).

**Гомогаметный пол.** От греч. *homos* – *равный* и *gamete* – *супруга* (половая клетка – гамета). Пол, производящий половые клетки, одинаковые по содержанию хромосом. У млекопитающих и многих других организмов гомогаметным является женский пол, производящий яйцеклетки, содержащие только X-хромосомы. У птиц гомогаметный пол – мужской (см. **Гетерогаметный пол, Импринтинг генов (половой)**).

**Гомогенный.** От греч. *homos* – *равный, одинаковый* и *genan* – *порождать*. Буквально, однородный. Существует понятие: генетическая гомогенность (однородность) – явление, препятствующее жизнеспособности организмов. Классические примеры – тасманийский

сумчатый волк – уже вымершее животное (последние экземпляры которого погибли в 30-е годы XX века) и кофейные деревья, страдающие из-за изменений климата, болезней и насекомых, поскольку все мировые плантации этой ценной культуры произошли от нескольких эфиопских растений.

**Гомозигота.** От греч. homoios – *одинаковый, подобный* и zygote – *попарно соединённые (запряжённые в одну упряжку)*. Организм, содержащий одинаковые копии какого-либо гена в гомологичных хромосомах (одинаковых локусах), например, *доминантная гомозигота – AA и рецессивная гомозигота – aa*.

**Гомозиготный.** От греч. homoios – *одинаковый, подобный* и зигота. Имеющий одинаковые (идентичные) аллели в конкретном локусе данной пары хромосом. Термин также употребляется для обозначения статистически усреднённой гомозиготности аллелей во всех локусах у особи (индивида) или в популяции.

**Гомойотермность.** От греч. homoios – *одинаковый* и terme – *тепло, жар*. Термин, обозначает способность организма обеспечивать постоянную температуру тела, буквально, теплокровность. У гомойотермных животных постоянная температура тела (37 °C)\* обеспечивается высоким уровнем обменных (окислительно-восстановительных\*\*) процессов, в свою очередь, связанных с высоким уровнем гемоглобина в крови и высокой активностью сердечно-сосудистой системы. Постоянная температура тела – главное условие стабильной работы ферментных систем, что даёт теплокровным птицам и млекопитающим несомненные преимущества перед холоднокровными животными, активность которых зависит от температуры внешней среды, в то время как активность гомойотермных животных\*\*\* не зависит от температуры окружающей среды. Однако теплокровность влечёт за собой более высокий расход энергии и, следовательно, требует больший объём потребляемой пищи (у млекопитающих и птиц скорость метаболизма почти в 20 раз выше, чем у рептилий) (см. **Пойкилотермность**).

\*Температура тела у птиц ещё выше (от 39 до 45 °C). У мелких птиц, например, у синицы-московки или микроколибри частота сердечных сокращений превышает 1000 ударов в минуту.

\*\*Являются экзотермическими реакциями.

\*\*\*Интересно отметить, что из рыб значительно более высокую температуру тела (> на 20 °C, чем окружающая среда) способны поддерживать лососёвые акулы, обладающие специальной сосудистой системой внутреннего теплообмена, называемой “чудесной сетью”.

**Гомологи.** От греч. homologia – *сходство, согласие*. Хромосомы, имеющие одинаковые генетические локусы. Диплоидные организмы несут в своих клетках по две копии каждого из гомологов, доставшихся по одной

копии от каждого родителя. Синонимы – *гомологичные хромосомы, парные хромосомы.*

**Гомологичные ассоциации.** От греч. *homologia* – *сходство, согласие* < *homologos* – *соответственный* и лат. *associatio* – *соединять*. Объединения (агрегаты) бактериальных клеток, возникающие в результате неполного деления клеток. Например, у цианобактерий так возникают многоклеточные нити\*, а у *Nitrosolobus multiformis* скопления клеток. Обычно удержание клеток вместе происходит за счёт “склеивания” наружных покровов, несущих полисахариды и образующих либо слизистый матрикс, либо “чехлы”. В некоторых случаях может формироваться *микодерма* или “клеточная кожа”, состоящая из фибрилл целлюлозы, как, например, у *Acetobacter aceti (xylinum)*. Наконец, образование агрегатов клеток связано с клеточными придатками – *пилями* и *фимбриями*.

\*Для некоторых родов цианобактерий характерен межклеточный обмен метаболитами и специализация (дифференцировка) клеток, поэтому они представляют собой пример *многоклеточных прокариот* (см. **Миксобактерии**).

**Гомологичные гены.** От греч. *homologia* – *сходство, согласие* < *homologos* – *соответственный*. Гены, выполняющие одинаковые или сходные функции у разных видов.

**Гомологичные хромосомы.** От греч. *homologia* – *соответствие, сходство* < *homologos* – *соответственный*. Морфологически одинаковые хромосомы, конъюгирующие (спаривающиеся) во время мейоза. Содержат одинаковые или разные аллели одних и тех же генов. Синонимы – *гомологи, парные хромосомы.*

**Гомология (гомологичность).** От греч. *homologia* – *сходство, согласие* < *homologos* – *соответственный*. Буквально, сходство, подобие по коренным свойствам при отличии по частным (второстепенным) свойствам. Так, например, все эукариотические клетки гомологичны. Гомологией также обладают конечности всех позвоночных, несмотря на разную форму и функцию. Сходство между представителями разных видов, обусловлено общностью их происхождения. В молекулярной биологии гомология это – сходство последовательностей между разными молекулами ДНК или белка\*.

\*Обнаружение сходных генов у разных организмов подтверждает теорию *молекулярной эволюции*.

**Гомоморфные хромосомы.** От греч. *homos* – *равный, одинаковый* и *morphe* – *форма*. Половые хромосомы, почти одинаковые по форме у обоих полов. Характерны для некоторых рыб.

**Гомомультимерные белки.** От греч. *homos* – *равный, одинаковый*, лат. *multum* – *много* и греч. *meros* – *часть*. Белки, состоящие из идентичных полипептидных субъединиц.

**Гомонимия.** От греч. *homos* – *равный, одинаковый* и *onima* – *имя*. Одинаковое название гетерогенной группы морфологически сходных

клеточных структур. Пример гомонимии – *микротрубочки* – название, которое представляет собой, скорее, морфологическое, чем структурно-функциональное понятие. Органеллами, состоящими из микротрубочек, являются аксонема солнечных, митотическое веретено, фрагмопласт, жгутики и реснички. Наконец, рыхлая система микротрубочек локализуется в эктоплазме под плазмалеммой, а их параллельные пучки – в перинуклеарном пространстве.

**Гомопиримидиновый сайт.** От греч. *homos* – *равный, одинаковый*, пиримидины и англ. *site* – *местоположение, участок*. Участок двунитевой ДНК, содержащий в одной из цепей (нитей) только пиримидиновые основания.

**Гомориза.** От греч. *homos* – *равный* и *rhiza* – *корень*. Корневая система, формирующаяся из придаточных корней (первичная гоморизная корневая система у папоротникообразных). Вторичная *гомориза* формируется из придаточных корней после отмирания зародышевого главного корня (у семенных растений).

**Гомосексуализм.** От греч. *homos* – *равный* и лат. *sexus* (англ. *sex*) – *пол*. Половая (сексуальная) активность, направленная на представителей своего пола. Невозможность истребить это явление репрессивными мерами и наличие стабильного процента людей в разных культурах, практикующих однополые отношения, заставляют думать о его биологической подоплёке. При мужском гомосексуализме половые органы у плода развиваются нормально, а вот что-то мешает правильному созреванию мозга будущего мужчины (см. **Тестостерон**). Считается, что сильный или постоянно действующий стресс приводит к нарушению половой ориентации в популяции, снижая её репродуктивный потенциал\*. У мужчин гомосексуалистов в гипоталамусе обнаружены мелкие “женские ядра”, объём которых около 1 мм<sup>3</sup>, тогда как у “истинных мужчин” эти ядра имеют объём 2 мм<sup>3</sup>. На конце q-плеча X-хромосомы обнаружен маркер Hq28, встречающийся у 75 % мужчин-гомосексуалистов и только у 25 % мужчин с нормальной ориентацией. Отсюда возникает вопрос, почему такая версия гена не исчезает из популяции, хотя очевидно, что она резко снижает, если не отменяет, плодовитость мужчин-гомосексуалистов. В рамках *гипотезы полового антагонизма* предполагается, что такая версия гена у женщины, напротив, повышает её плодовитость или привлекательность, что, в свою очередь, повышает конкурентоспособность женщины и обеспечивает её потомству большую выживаемость при преимущественном попадании в лучшие жизненные условия. Поэтому женщины, носительницы гипотетического “гена гомосексуализма”, через своих дочерей приносят больше пользы для популяции, несмотря на побочные эффекты гена у их сыновей. Считается также, что на развитие гомосексуальных наклонностей влияет очередность рождения мальчиков, поскольку при каждой новой беременности сыном в крови у женщины накапливаются антитела против трёх мембранных белков, называемых H-Y антигенами, кодируемых

генами, расположенными в Y-хромосоме. Предполагают, что в процессе эмбриогенеза эти белки участвуют в половой дифференциации мозга, что было подтверждено в экспериментах на мышах.

\*Эксперименты, выполненные на беременных мышах, подвергавшихся неоднократному стрессу, путём лишения их свободы двигаться (так называемые “мышь в бигудях”), показали, что у таких самок рождаются самцы, не реагирующие на самок, но ориентированные на самцов.

**Гомотелергоны.** От греч. homoios (homos) – *одинаковый*“, *равный*, tele – *вдаль, далеко* и ergon – *действие*. Одинаково действующие телергоны. Синонимы – *телергоны, феромоны* ((см. **Телергоны, Феромоны, Эпагоны**)).

**Гомофильность.** От греч. homos – *равный, одинаковый, общий* и philia – *склонность*. Гомофильностью, например, характеризуется взаимодействие между клетками, связывающимися с помощью однородных адгезивных белков, в противоположность *гетерофильности*, когда в адгезии участвуют разного рода САМ-белки.

**Гомоцистеин.** От греч. homos – *равный* и *цистеин*. Промежуточное соединение, участвующее в биосинтезе цистеина (2-амино-4-меркаптомасляная кислота). Влияет на развитие сердечнососудистой патологии. Избыток её мешает усвоению витаминов В<sub>12</sub>, В<sub>6</sub> и фолиевой кислоты, которые препятствуют накоплению “плохого холестерина” и возникновению артериальной гипертензии. При снижении метаболизма гомоцистеина показана диета “DASH” (Dietary Approach to Stop Hypertension – диетический подход, препятствующий развитию гипертензии), основанная на преобладании в рационе овощей, фруктов, орехов, проращённых злаков и варёного мяса курицы. Расщепление гомоцистеина инициирует фермент метилентетрагидрофолат-редуктаза (МТГФР), ген которого расположен в первой хромосоме.

**Гомоцистинурия.** От *гомоцистин*, греч. uron – *моча* и -ia – *условия*. Аутосомно-рецессивное наследственное заболевание, обусловленное нарушениями обмена *метионина*, приводящими к накоплению в тканях *гомоцистина* и *метионина*. Клинически проявляется нарушениями в развитии скелета (очень высокий рост и удлинённые пальцы рук), тромбозами сосудов, поражением глаз и задержкой умственного развития. Заболевание обусловлено недостаточностью фермента *цистатионин-β-синтазы*.

**Гомункулус.** От лат. homunculus – *человечек, чрезвычайно мелкое тело*. 1. Термин имеет только историческое значение и отражает наивный уровень представлений о процессах развития живых организмов создателей теории *преформации*, которые при помощи своего безграничного воображения увидели внутри сперматозоидов, вложенных в них маленьких человечков – *гомункулусов*. 2. Вожделенная цель алхимического научного творчества – якобы искусственно созданное (в пробирке) человекоподобное существо. Идея принадлежит

средневековому врачу и естествоиспытателю Парацельсу (1493–1541) (см. **Парацельс**). 3. Соматосенсорный\* *гомункулус* – карта (схема), изображающая части тела человека и демонстрирующая их представительство в коре головного мозга; разные части тела в сенсорных областях коры представлены неодинаково. Лицо и кисть руки имеют диспропорционально большое представительство по сравнению с туловищем, а тем более, центром спины. Объясняется это тем, что пальцы рук намного чувствительнее к прикосновениям, давлению и боли, чем, например, спина. 4. Моторный *гомункулус* схематично демонстрирует представительство областей тела в двигательной коре. Следует отметить, что проекции тела (соматосенсорный и двигательный гомункулусы) на чувствительную и двигательную области коры головного мозга разделяет центральная борозда (*sulcus centralis*); она же отделяет лобную долю от теменной.

Две карты проекций впервые были предложены в 1950–60-е гг. канадским нейрохирургом Уайлдером Пенфилдом.

\*Осязательный.

**Гомф.** От греч. *gomphos* – *звездь*. Морфологическое образование (в виде короткой толстой ножки), которым слоёвище (таллом) листовых лишайников крепится к субстрату. Другими словами, гомф – орган прикрепления. Гомф состоит из грибных гиф, называемых *ризинами* (см. **Ризины**).

**Гонадотропины.** От греч. *gonados* – *половые железы*, где *gone* – *семя* и *tropos* – *поворот, направление*. Гормоны передней доли гипофиза, регулирующие функцию половых желёз. Делятся на две основные группы: *фолликулостимулирующие* гормоны (ФСГ), оказывающие воздействие на конечные стадии гаметогенеза и рост фолликулов, и *лютеинизирующие* гормоны (ЛГ), под влиянием которых зрелые гаметы выделяются из гонад в половые протоки. Синоним – *гонадотропные гормоны*.

**Гонады.** От греч. *gonados* – *половые железы*, где *gone* – *семя*. Внутренние половые органы (половые железы) у многоклеточных животных, включая человека\*, в которых образуются (делятся и дифференцируются) половые клетки: сперматозоиды и яйцеклетки, а также половые гормоны (андрогены, эстрогены и прогестерон). У человека и млекопитающих гонады представлены семенниками (яичками или тестикулами) у мужчин и яичниками у женщин.

\*Исключение составляют только губки.

**Гонангий.** От греч. *gone* – *семя* и *angeion* – *сосуд*. Образование (тека) у гидроидного полипа, в которое заключена яйцеклетка. При оплодотворении сперматозоиды проникают в специальное отверстие гонангия.

**Гоноподии.** От греч. *gone* – *семя*, *podus* – *нога* и *eidos* – *сходство*. Специализированные копулятивные органы у некоторых видов рыб (как у живородящих, так и откладывающих икру), обеспечивающие внутреннее оплодотворение. Другими словами, гоноподии – органы,

облегчающие процесс оплодотворения самки. В простейшем виде представлены анальной *папиллой*, как, например, у бычков подкаменщиков. У акул и скатов гоноподий развивается из видоизменённых внутренних лучей брюшных плавников (см. **Птеригоподии**). У самцов некоторых видов костистых рыб весьма сложный\* гоноподий представляет собой видоизменённые лучи анального плавника, как, например, у гуппи (*Lebistes reticulatus*). У рыбок из отряда *Phallostethiformes*\*\* совокупительный аппарат расположен на горле самца и является производным первой пары рёбер и частей плечевого пояса. Синоним – *приапум*.

\*Иногда даже подвижный, как у живородящих карпозубых. У самцов рыбки *Horaichthys setnai* Kulkarni из отряда *Cyprinodontiformes* функция гоноподия заключается в подвешивании сперматофора к половому отверстию самки.

\*\*Особенность рыбок отражена в их названии, произведённом от греч. phallos – *фалл* (символ плодородия), steti – *ставит* и лат. forma – *внешнее очертание*.

**Гоносомы.** От греч. gone – *семя* и soma – *тело* (хромосомы). Половые хромосомы, обозначаемые буквами X и Y у млекопитающих и Z и W у птиц (см. **Аутосомы**, **X-хромосома** и **Y-хромосома**). Считается, что половые хромосомы в процессе эволюции возникли в результате мутации, нарушившей кроссинговер пары хромосом. Это привело к тому, что события переноса генов между ними стали крайне редкими и хромосомы приобрели возможность эволюционировать независимо друг от друга.

**Гонотрофия.** От греч. gone – *семя*, trope – *питание* и -ia – *условия*. Термин обозначает биологический феномен, при котором характер питания самок влияет на процесс формирования яиц. Например, у комаров существует чёткая зависимость чередования питания и откладки яиц – *гонотрофическая гармония*. Только после заполнения кишечника самки кровью развиваются яичники. Если по тем или иным причинам самке не удаётся насосаться крови, развитие яиц не происходит.

**Гонофионы.** От греч. gonos – *пол* и phyon – *творить*. Половые феромоны, вызывающие формирование или изменение половых признаков у животных (см. **Феромоны**).

**Гонофоры.** От греч. gone – *семя* и phoros – *несущий*. Любые анатомические структуры, служащие для сохранения и переноса половых клеток (см. **Сперматофоры**).

**Гонохория.** От греч. gone – *семя*, chore – *место* и -ia – *условия*. Половой процесс, при котором гаметы производятся мужской и женской особями, отличающимися по размерам и строению. Другими словами, *раздельнополость*, связанная с половым диморфизмом.

**Гопаноиды.** Нетипичные компоненты бактериальных плазматических мембран (главным образом, у протеобактерий), производные тритерпенов (*скваленов*)\*. Обнаружены также у мхов

и лишайников и в некоторых окаменелостях углеводной природы (поэтому их называют ископаемыми молекулами). По строению похожи на стероиды; однако стероиды не синтезируются прокариотами *de novo* (см. **Прокариоты**).

\*У животных из сквалена образуются стероиды (холестерол).

**Гормезис.** От греч. *hormaō* – *двигаю, возбуждаю* и *genesis* – *происхождение, рождение, возникновение*. Механизм положительного воздействия на организм небольших доз ядовитых веществ (антифидантов)\*, содержащихся в растительных продуктах (фруктах и овощах). Например, к соединениям, вызывающим гормезис, относятся *кофеин*, *галантамин* из подснежников, *капсаицин* из красного перца, *катехины* чая, *сульфорафан* из капусты брокколи, *резвератрол* из винограда и *куркумин* из пряности куркумы (см. **Капсаицин**, **Куркумин**, **Галантамин**, **Резвератрол**). В нейронах головного мозга эти вещества запускают различные каскады биохимических реакций (изменяют характер экспрессии генов), приводящих к синтезу антиоксидантных соединений и нейротрофических факторов, что, в свою очередь, увеличивает устойчивость клеток к различным видам стресса, в том числе и к воздействию оксидантов (АФК) (см. **Глиальный нейротрофический фактор**).

\*Горькие вещества, играющие роль естественных пестицидов, защищающих растения от вредителей. Эти вещества вызывают в клетках слабую стрессовую реакцию, подобную той, что вызывают голодание и интенсивные физические нагрузки. Такой стресс приводит не к гибели клеток, а к их укреплению (особенно это касается клеток мозга) (см. **Антифиданты**, **Гликозинолаты**).

**Гормогонии.** От греч. *hormaō* – *двигаю, привожу в движение*, *gonē* – *семя* и *-ia* – *условия*. 1. Короткие, подвижные нити, без чехла, образующиеся при дифференцировке у нитчатых цианобактерий (см. **Цианобактерии**). 2. Фрагменты трихомов (кусочки нитей) у нитчатых водорослей, служащие для размножения (см. **Гетероцисты**).

**Гормоны\***. От греч. *hormaō* – *двигаю, возбуждаю*. Специальные вещества дальнего клеточного взаимодействия – химические носители информации, играющие специфическую роль в реализации гуморальной регуляции в организме (изменяют характер экспрессии генов, индуцируют синтез ферментов, стимулируют трансмембранный перенос и т. д.). Вырабатываются в специализированных железах внутренней секреции (эндокринных органах) или эндокринных клетках, присутствующих в других органах. Выделяются непосредственно в кровь или межклеточную жидкость и поэтому называются также **инкретами**. Регуляция с помощью гормонов – это наиболее древний и медленный способ изменения функций органов или систем органов по сравнению с нервной регуляцией. С физиологической точки зрения гормоны могут оказывать на орган-мишень *кинети́ческое* (сокращение мускулатуры сосудов, матки, стимуляция секреции), *метаболическое* (например,

повышение или понижение уровня сахара или  $\text{Ca}^{2+}$  в крови) и *морфогенетическое* действие (стимуляция роста, созревания, формирование первичных и вторичных половых признаков). Гормоны характеризуются рядом специфических свойств: 1. Каждый гормон действует лишь на определённые органы или функции. 2. Обладают высокой биологической активностью. 3. Для них характерно дистанционное действие (в некоторых случаях имеет место и паракринное действие) (см. **Паракринный механизм**). 4. Имеют сравнительно небольшой размер молекул. 5. Относительно быстро разрушаются (свойство, характерное для регуляторных молекул), поэтому концентрация многих гормонов в крови быстро изменяется и носит иногда хаотический характер (см. **Паратгормон**). 6. Большинство гормонов не имеют видовой специфичности (исключение – гормон роста *соматотропин*). С химической точки зрения гормоны – это белки или небольшие пептиды, производные аминокислот (например, тиреоидные гормоны) и стероидные липиды. Пептидные гормоны синтезируются в виде неактивной *препроформы (прогормона)*, которая подвергается посттрансляционному процессингу (созреванию), заключающемуся в ферментативном отщеплении от *прогормона* дополнительных пептидов, сразу разрушающихся или обладающих иногда другой специфической активностью. В окончательном виде гормоны упаковываются в гранулы, содержащие специальные белки-носители, и в таком виде хранятся в клетках-продуцентах или внутри фолликулов, как, например, это происходит в щитовидной железе. Рецепторы гормонов локализуются на поверхности клеток-мишеней, а также в цитозоле или в ядре. Мембранные рецепторы гормонов, как правило, сопряжены с G-белком – это основной тип рецепторов клеток человека. Обычно, у рецепторов гормонов высокая специфичность и высокое сродство к лигандам, и каждый тип клеток обладает своим индивидуальным набором (комбинацией) рецепторов к гормонам, в зависимости от того, какие функции присущи данному типу клеток. Однако и при одинаковом рецепторном оснащении клеток разных типов внутриклеточные пути и цели у одинаковых гормонов могут быть различными, что, в конечном счёте, и определяет специфичность ответа клеток на один и тот же гормон. В настоящее время выделено и охарактеризовано около 50-ти гормонов; предполагается существование ещё двух десятков гипотетических гормонов, а также существование неизвестных эндокринных тканей.

\*В научный обиход понятие “гормон” ввели в 1905 г. английские физиологи У. Бейлисс и Эрнест Генри Старлинг для характеристики *секретина* (см. **Секретин**).

**Гормоны аденотропные.** От греч. *aden* – *железа* и *tropos* – *направление, поворот*. Гормоны, стимулирующие эндокринные ткани (железы).

**Гормоцисты.** От греч. *hormaō* – *двигаю* и лат. *cysta* < греч. *kystis* – *пузырь*. Покоящиеся формы клеток, обеспечивающие переживание

неблагоприятных условий среды у цианобактерий (устар., сине-зелёных водорослей), например, у *Westiella*.

**Горная болезнь.** Состояние, развивающееся у человека в условиях разреженной атмосферы. Характеризуется физической слабостью, головокружением, потерей пространственной координации. Одной из причин её возникновения являются накапливающиеся в результате гипоксии *кетоновые тела* и развивающийся кетоацидоз.

**“Горячая точка”.** Термин, обозначающий участок ДНК (гена), в котором вероятность возникновения мутаций превышает, по меньшей мере, в 1000 раз фоновый темп мутирования.

**“Горячая точка рекомбинации”.** Место на хромосоме (локус), в котором наиболее часто происходит рекомбинация ДНК. Другими словами, участок ДНК, на котором сфокусирован акт перетасовки генов. Показано, что процесс рекомбинации ассоциирован с геном PRDM9, кодирующим белок, связывающийся с “горячей точкой рекомбинации” и запускающий её активность. Ген PRDM9 содержит *минисателлит*, отличающийся высоким уровнем вариабельности, в связи с чем, различные версии этого гена отвечают за разную способность индивидуумов не только к рекомбинации в “горячих точках”, но могут приводить даже к серьёзным хромосомным перестройкам. Высокая вариабельность минисателлита “горячих точек” объясняет их склонность к самоликвидации и появлению новых “горячих точек” взамен исчезнувших, что гарантирует сохранение процесса рекомбинации. Благодаря существованию в геноме человека “горячих точек рекомбинации”, генетический материал постоянно *перетасовывается*, как карточная колода, и каждое новое поколение людей отличается от предыдущего (см. **Рекомбинация, Alu-повторы**).

**Нох-кластеры.** Кластеры генов, объединяющие Нох-гены и управляющие развитием сложных многоклеточных организмов. У человека обнаружено 4 кластера Нох-генов – *A, B, C, D*. У позвоночных число генов в Нох-кластере доходит до 13, а у дрозофилы только 8. Эти дополнительные гены в геноме человека нужны для программирования позвонков копчика, а у мыши – хвоста (впрочем, у человека они тоже есть, только репрессированы). Недаром встречаются редчайшие случаи рождения хвостатых детей\*. Расположение генов в Нох-кластерах строго упорядочено – первый ген необходим для развития головы, последний – для хвоста, а их экспрессия строго регулируется. Каждый предыдущий Нох-ген в кластере включает не только множество других генов развития, но и обязательно следующий Нох-ген, расположенный по цепочке. Поэтому внешне картина включения Нох-генов напоминает эстафету. Интересно отметить, что в Нох-кластерах у человека, приматов и грызунов почти не встречаются диспергированные повторяющиеся элементы генома (см. **Гены “прыгающие”, Диспергированные повторы, Мобильные генетические элементы (МГЭ)**).

\*Существует генетическая линия мышей (Danforth's short tail mouse), у которых в результате ретротранспозонной инсерции (вставки) отсутствует хвост.

**Гравин.** От лат. *gravis* – *тяжёлый* и греч. *protein* – *белок*. Один из многочисленных заякоривающих протеинкиназу А (РКА) белков, обозначаемый как AKAP250, который прикрепляет РКА к плазмалемме и одновременно связывает сАМР-фосфодиэстерзу (PDE), которая разрушает цАМФ (сАМР), тем самым подавляя сигнал РКА (см. **Адаптерные белки, “Посадочные площадки”**).

**Градуализм.** От лат. *gradus* – *шаг, ступень, степень*. Теория о непрерывности и постепенности эволюционных изменений, отрицающая формирование сложных органов и приспособлений *de novo*. В связи с этим широко известен афоризм Ч. Дарвина: “*Природа не делает скачков*”. При этом мы так и не знаем, всегда ли эволюция идёт плавно, или рывками, к тому же перемежающимися периодами *стазиса* (см. **Стазис эволюционный**). До сих пор нет ответа на вопрос о том, являются ли пробелы в геологической летописи истинными или многие формы не обнаруживаются по другим причинам.

**Градология.** От лат. *gradus* – *шаг, ступень, степень* и греч. *logos* – *наука*. Раздел энтомологии, изучающий явления массового размножения насекомых.

**Грамицидин А\*.** Полипептидный (*циклопептидный*) антибиотик, образующий в липидных мембранах поры (катионные каналы), специфичные по отношению к ионам калия (облегчает их проникновение; уже при низких концентрациях представляет собой эффективный переносчик  $K^+$ ). Обладает выраженным токсическим действием вследствие увеличения мембранной проницаемости, приводящей к нарушениям ионного баланса в клетках. Подобно грамицидину А катионные каналы способен образовывать и антибиотик *аламетицин*.

\*Имеет мало общего с грамицидином S (см. **Циклоспорин А**).

**Грамицидин S.** Антибиотик. Ингибитор фазы прорастания спор у *Bacillus brevis*, называемой также *фазой образования ростовой трубки*. Синоним – *линейный грамицидин* (название дано в противоположность циклическому по структуре грамицидину А).

**Грамицидины.** Группа циклопептидных антибиотиков\*, образуемых почвенными бактериями, в частности, *Bacillus brevis*. Широко использовались для лечения гнойных ран, флегмон и язв. Так называемый “советский грамицидин” был открыт в 1942 г. советскими микробиологами Г. Ф. Гаузе и М. Г. Бражниковой. В его составе присутствует редко встречающийся в природе D-изомер фенилаланина (содержится также в антибиотике *тироцидине*).

\*В эту группу кроме изомеров *грамицидина* и *тироцидина* входит также *лихениформин* (образуется *Bacillus licheniformis*) и ряд других антибиотиков-полипептидов.

**Гранзимы.** От лат. *granulum* – *зёрнышко* и *энзимы* – *ферменты\**. Смесь протеолитических ферментов (специализированных сериновых протеаз), выделяемых цитотоксическими Т-клетками и разрушающих клетки-мишени, к антигенам которых они *примированы*. Одной из таких протеаз является гранзим В – сериновая протеаза, активирующая *эффекторные каспазы*, в частности, превращающая прокаспазу 3 в каспазу 3 (см. **Каспазы**, **Цитотоксины**, **Цитотоксические Т-лимфоциты**). Синоним – *фрагментины* (см. **Фрагментины**).

\*Находятся в *гранулах* цитотоксических Т-клеток и натуральных киллеров (Т-киллеров), почему и получили своё название.

**Гранулёза.** От лат. *granulum* (*granula*) – *зернышко* и суффикса “оза”, указывающего на то, что это сахар. Запасный полисахарид бактерий.

**Гранулоциты.** От лат. *granulum* (*granula*) – *зернышко* < *granum* – *зерно* и *kytos* – *клетка*. Лейкоциты, название которых связано с наличием в цитоплазме гранул, выявляемых обычными методами фиксации и окрашивания. Относятся к клеткам миелоидного ряда. Составляют около 60 % (50-70 %) всех лейкоцитов. По тинкториальным свойствам гранул лейкоциты подразделяют на нейтрофилы, эозинофилы и базофилы. Синоним – *зернистые лейкоциты*.

**Гранулёма.** От лат. *granulum* (*granula*) – *зернышко* и греч. *ома* – *вздутие*. Разрастание ткани в виде узелков или бугорков, возникающее вследствие воспаления (см. **Лимфогранулёма**). Образование гранулём характерно для процесса инфицирования такими микроорганизмами, как возбудители туберкулёза, бруцеллёза и токсоплазмоза, которые в большей степени фагоцитируются макрофагами, а не лейкоцитами (нейтрофилами). В результате возбудители могут выживать и размножаться внутри макрофагов, которые и формируют гранулёмы. Гранулёмы также формируются вокруг мёртвых инкапсулированных личинок токсокар (паразитических личинок собачьих тканевых нематод *Toxocara canis*), попавших в печень, головной мозг или глаза человека.

**Грануломер.** От лат. *granulum* – *зерно* и греч. *meros* – *часть*. Центральная часть тромбоцита, содержащая митохондрии, пузырьки с гликогеном, лизосомы, электроноплотные гранулы и  $\alpha$ -гранулы (см. **Тромбоциты**). Врождённая неспособность тромбоцитов к накоплению  $\alpha$ -гранул (при нормальном их числе) приводит к геморрагическому диатезу, известному под названием “*синдром серых пластинок*”. Неспособность накапливать электроноплотные гранулы называется “*болезнью пула накопления*”. Синоним – *хромомер*.

**Гранулы.** От лат. *granulum* – *зернышко* < *granum* – *зерно* (англ. *grain*). Общее название зернистых включений в цитоплазме животных и растительных клеток.

**Грануляция.** От лат. *granula* – *зёрнышко*, *kytos* – *клетка* и *-ia* – *условия*. Первичное закрытие раны.

**Граны.** От лат. *granum* – *зерно*. Функциональные и структурные единицы пластид (в частности, хлоропластов), представленные в виде

уплощённых структур, состоящих из сложенных в стопки мембран со встроенными в них пигментами фотосинтетической системы, включая основной пигмент хлорофилл. (см. **Тилакоиды**, **Хлорофилл**).

**Графт.** От англ. graft – *привой* (в растениеводстве, ботанике) или *трансплантат* при пересадке тканей. В области клеточных технологий *графты* – это тканеинженерные эквиваленты любой ткани или органа. Хирурги-косметологи называют *графтом* волосяной фолликул (“мешочек”) при операциях по пересадке волос.

**Графтинг.** От англ. grafting – *прививка, почкование* (a bud). 1. Трансплантация, пересадка живых тканей (органов). 2. Прививка, например, черенками, аблактировка, копулировка и т. д.

**Грединг.** От англ. grading < grade – *качество, сорт*. Улучшение породы путём скрещивания.

**Грелин.** От праиндоевропейского (санскрит) корня ghre, соответствующего англ. grow – *расти, произрастать*. Небольшой полипептидный гормон (28 аминокислотных остатков), продуцируемый клетками слизистой оболочки желудка. Мишени грелина расположены в гипоталамусе (нейроны, контролирующие аппетит) и в гипофизе (высвобождение гормона роста\*). Рецепторы к грелину обнаружены также в сердечной мышце и жировой ткани (см. **Лептин**).

\*Первоначально грелин был обнаружен как стимулятор высвобождения из ацидофильных клеток аденогипофиза соматотропного гормона (гормона роста, СТГ), откуда и получил своё название (см. **Соматотропный гормон**).

**Грена.** От фр. grain – *зерно, семя*. 1. Кладки яиц бабочек, приспособленные для зимовки насекомых. 2. Кладка яиц шелкопрядов, например, бабочки тутового шелкопряда. Одно из самых изящных доказательств хромосомной теории наследственности было получено Борисом Львовичем Астауровым (1904–1974) на гренах шелкопряда. Облучённые рентгеновскими лучами самки вида *Bombix mori* (для того, чтобы убить ядра в яйцеклетках) скрещивались с самцами вида *Bombix mandarina*. Оплодотворённые яйца активировали высокой температурой. Из яиц, оплодотворённых двумя сперматозоидами, развивались личинки, а затем куколки и имаго-самцы, полностью похожие на бабочек вида *Bombix mandarina*. Явление носит название *межвидового андрогенеза* у тутового шелкопряда.

**Грид-нейроны.** От англ. grid – *решётка* (в технике). Особые нейроны медиальной энториальной коры головного мозга\*, образующие своеобразную систему внутренних координат, необходимую для ориентации животных в пространстве (последнее утверждение справедливо также и для человека). В экспериментах на крысах установлено, что грид-клетки активируются, когда животное перемещается через определённые точки местообитания, причём каждая из возбуждаемых в энториальной коре клеток реагирует на уникальное пространственное положение животного. Эти клетки относятся к системе

пространственной памяти, или системе пространственного позиционирования (“**внутреннего навигатора**”), позволяющей животным ориентироваться на местности (см. **Клетки места (place cells)**). В 2015 исследователи из Бостонского университета в экспериментах на крысах обнаружили, что определённые грид-нейроны играют также роль “счётчиков пробега”, т. е. реагируют на такие факторы, как пространство-время (эти нейроны возбуждаются в определённые моменты времени, или в результате пробега животным определённой дистанции). В результате с помощью этих нейронов животные вычисляют своё положение в пространстве по тому, как долго они движутся и какое расстояние они прошли. Получается, что события, связанные с перемещением в пространстве запоминаются (организуются в памяти) грид-нейронами с помощью постоянных измерений времени и расстояния. Синоним – *решётчатые клетки (решётчатые нейроны), нейроны координатной сетки*.

Грид-нейроны были открыты в 2005 г. шведскими учёными, супругами Эдвардом и Май-Бритт Мосерами, получившими в 2014 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине (совместно с Джоном О’Кифом, гражданином США и Великобритании).

\*Область коры головного мозга, прилегающая к гиппокампу и играющая роль связующего звена между *неокортексом* и *гиппокампом*.

**Гризеофульвин.** От фр. gris – *серый* и лат. fulvus – *бурый, рыжий*. Противогрибковый препарат, связывающийся с тубулином и вызывающий исчезновение взаимной ориентации микротрубочек веретена деления, не нарушая их целостности. Обладает выраженной гепатотоксичностью.

**Грипп\***. От фр. grippe – *схватывать*. Вирусное заболевание людей, птиц и некоторых видов животных (например, свиней), вызываемое вирусами *инфлюэнцы* типа А, В и С (последние две формы вируса гриппа паразитируют только на человеке, зато тип А виноват в возникновении мировых эпидемий – *пандемий*). Вирусы гриппа относятся к семейству ортомиксовирусов (*Orthomyxoviridae*) и подразделяются на два рода: *Influenzavirus* (вирусы гриппа А и В) и род без названия (вирус гриппа С, у которого отсутствует *нейраминидаза*). Устаревшее название гриппа – *инфлюэнца* (от итал. influenza – *вливание* (предполагается, холода), где < лат. in-fluo – *втекать, вливаться* < fluentia – *истечение*). Вирусы гриппа относятся к семейству РНК-содержащих *ортомиксовирусов* (см. **Ортомиксовирусы**). Насморк и чихание – следствие избыточного образования секрета слизистой оболочкой верхних дыхательных путей. Иммунологические свойства вирусов гриппа зависят от расположенных на поверхности капсида рецепторных гликопротеинов (антигенов), называемых *гемагглютинидами*\*\* (обозначаются латинской буквой Н, русское “га”). С помощью этих белков вирусы связываются с находящимися на клеточной поверхности полисахаридами, содержащими *сиаловую кислоту*, и проникают в клетку. Другой вирусный белок-антиген, называемый *нейраминидазой* (обозначается буквой N),

дополняет *серотип* вируса (корень *ser*, от лат. *serum* – сыворотка *крови*). В результате частой рекомбинации сегментов геномной вирусной РНК эти антигены быстро изменяются, что и служит причинной основой эпидемий и пандемий гриппа. Нельзя сбрасывать со счетов и высокую вероятность возникновения мутаций, которые вносят свой вклад в изменчивость вируса. Например, вирус из Гонконга (вирус птичьего гриппа) имеет серотип H5N1, а печально знаменитая “испанка” (Spanish Flu), убившая в 1918 г., по разным оценкам, от 20 до 40 миллионов человек\*\*\*, характеризуется серотипом H1N1. При этом вирус “испанки” обладал гибридным геномом, возникшим в результате обмена генами с птичьим вирусом. Серотип H1N1 обнаружен и у свиного вируса 2009 г., названного журналистами “мексиканкой”. Недавно было показано, что В-клетки (клетки иммунологической “памяти”) с активностью против вируса “испанки” сохраняются у 91–100-летних стариков, переживших пандемию 90 лет назад, т. е. до сих пор находятся в “режиме ожидания”! В 2012 г. канадскими учёными из Университета Британской Колумбии было обнаружено, что два семейства клеточных микро-РНК специфически захватываются вирусами птичьего и свиного гриппа при заражении человека (одно ассоциировано со штаммом свиного вируса H1N1, а другое – со штаммом птичьего вируса H7N7). Таким образом оказалось, что клеточные микро-РНК играют важную роль в жизненном цикле двух важных для клинической медицины видов вируса гриппа (см. **Микро-РНК**). Успешность вакцинации против гриппа определяется точностью прогнозирования штамма вируса, который проявится в новом сезоне заболевания. Сделать точный прогноз почти невозможно. Поэтому в настоящее время разрабатываются вакцины против “ядерных” (коровых) белков вируса, которые в значительно меньшей степени, чем поверхностные антигены, подвержены изменениям (см. **Иммунитет адаптивный**).

Подходящим модельным животным для изучения механизмов передачи вируса гриппа служат хорьки. Интересно отметить, что у носителей вируса гриппа ещё до проявления симптомов болезни изменяется характер поведения и они становятся более общительными, чем обычно, стремятся попасть туда, где много людей, что способствует распространению вируса (это говорит о том, что вирус гриппа способен управлять поведением человека!).

\*Симптомы заболевания были описаны ещё Гиппократом (см. **Гиппократ**). Вирусная природа гриппа была доказана только в 1931 г. американским вирусологом Ричардом Шоупом (R.E. Shope). Шоуп перенёс пропущенную через бактериальный фильтр слизь с пятачка одной свиньи на пятачок другой свиньи, в результате чего последняя заболела гриппом. В 1933 г. британские учёные выделили форму вируса, вызывающую заболевание у человека.

\*\*Немецкий ученый Г. Хёрст в 1941 г. установил, что вирус гриппа может вызывать агглютинацию (склеивание и выпадение в осадок) эритроцитов, которая обеспечивается гемагглютинином.

\*\*\*По некоторым источникам почти 50 миллионов человек умерли за 8 месяцев. Чрезвычайная вирулентность вируса “испанки” связана с его способностью к размножению в лёгких человека (гемагглютинин вируса “испанки” позволял ему проникать в клетки альвеол и разрушать их, приводя к удушью) и, тем самым, вызывать тяжёлую пневмонию, тогда как обычные вирусы размножаются в верхних дыхательных путях. Обусловлена эта способность особым комплексом из трёх вирусных генов (в том числе гена NS1, который подавляет образование интерферона в организме хозяина) с добавлением гена, кодирующего РНК-полимеразу вируса инфлюэнцы. К тому же, вирус, как считают, провоцировал избыточную иммунную реакцию организма, опосредованную цитокинами (“цитокиновый шторм”). Наконец, вирус убивал преимущественно молодых людей в возрасте 25–35 лет и щадил более юных и стариков. Это говорит о том, что пожилые люди и люди моложе 25 лет в детстве уже сталкивались с подобным, но более слабым вирусом и их иммунная система частично была готова к отражению атаки, чего не было в анамнезе умерших (известно, что именно первое в жизни заболевание гриппом подготавливает иммунитет). В результате развивалось катастрофическое воспаление лёгких, сопровождающееся скоплением в них жидкости, и посинением кожи (угрожающий признак – посинение лица). Поэтому “испанку” также называли “пурпурной смертью”. Менее масштабные пандемии случались и после “испанки” – “азиатская” и “гонконгская” – убили около 1 млн. человек.

**Грумминг.** От англ. grooming – *ухаживание* < groom – *грум* (конюх), *ухаживать*, *холить*, *чистить*. Этологический термин. Взаимное ухаживание животных друг за другом (часто гигиеническое – удаление паразитов, чистка).

**Грумозный** (англ. **grumous**). От лат. grumus – *куча*, *холм* и греч. -osis – *состояние*. Бугорковый, бугристый, комковатый (например, свернувшаяся кровь).

**Грумулус.** От лат. grumulus – *кочка*, *холмик*. Хвостовая группа клеток у зародышей насекомых. Синоним – *полярный орган*.

**Группа комплементации.** Не совсем точный термин, означающий набор (серию) мутаций, относящихся к одной группе и не дающих комплементации при парном *транс*-тесте (попарной *транс*-конфигурации, или при *транс*-сочетании). Такие группы составляют генетическую единицу – *цистрон* (см. **Комплементация**, **Транс-конфигурация**, **Цистрон**).

**Группа PPLO.** Аббревиатура PPLO, образованная от англ. pleuropneumo like organismes – *плевропневмоподобные организмы*. Грамотрицательные микроорганизмы порядка *Mycoplasmatales*, имеющие трёхслойную плазматическую мембрану, но не имеющие клеточной

оболочки. Группа включает патогенные и сапрофитные виды, например, *Mycoplasma genitalium*, *Mycoplasma laidlawii*, *Mycoplasma pharyngis* (коменсал ротовой полости и глотки), *Mycoplasma pneumoniae* (вызывает первичную атипичную пневмонию) и т. д.

**Группа сцепления.** Термин, эквивалентный понятию *хромосома*, и означающий всю совокупность генетических локусов, которые могут быть объединены на основании совместного их наследования (передачи в ряду поколений), т. е. сцеплённости. Группы сцепления разрушает кроссинговер.

**Групповой отбор.** Гипотетический процесс естественного отбора между группами организмов. Обычно это понятие привлекают для объяснения происхождения *альтруизма* (см. **Альтруизм**).

**Группы крови (blood groups, blood types).** Были открыты в 1900 г. австрийским врачом Карлом Ландштейнером\* (1868–1943), получившим за это открытие в 1930 г. Нобелевскую премию. У человека обнаружено 20 различных систем групп крови, контролирующихся независимыми генными локусами: ABO, Rhesus, M, N, S, A, Lewis, Lutheran, Diego, Duffy, Kell (Келл-Челано), Kidd, Xg (ген, сцепленный с половой X-хромосомой), P и др. Аллели этих генных локусов детерминируют выработку (или отсутствие) соответствующих эритроцитарных факторов (открыто около 400 эритроцитарных *антигенов*, или по старой номенклатуре, *агглютиногенов*) (см. **Сфинголипиды**). Системы Кидд, Келл-Челано, Даффи, Лютеран имеют по два агглютиногена, комбинации которых в двух аллелях дают по три группы крови, а Диего – один агглютиноген и, соответственно, только две группы крови. Обнаружено, что антигены, например, системы ABO\*\*, в свою очередь, могут существовать во многих вариантах, различающихся агглютиногенной активностью. Отсюда следует, что каждый человек имеет свою антигенную неповторимость. Популяции людей различаются частотами встречаемости групп крови. Так процент резус отрицательных людей наиболее высок в европейских популяциях, а у негроидов и монголоидов эта группа крови встречается крайне редко. Группа крови А (II) чаще встречается в популяциях европеоидов, а группа В (III) – у монголоидов. В некоторых популяциях американских индейцев вообще отсутствует группа В. Обнаружено также сходство группоспецифических факторов крови с антигенными детерминантами на поверхности вирулентных бактерий и вирусов. Найдены бактериальные ферменты, способные “отрезать” антигены системы ABO от эритроцитов, превращая вторую (А, II), третью (В, III) и четвёртую (АВ, IV) группы крови в первую (О) – относительно универсальную группу, которую в определённых случаях можно переливать всем реципиентам.

\*На самом деле первым описал клиническую картину неправильного переливания крови (картину иммунологического конфликта), выражающуюся в слипании и разрушении (гемолизе) эритроцитов.

**\*\*Система АВО**, предложенная Виннесом (Viennese), оказалась наиболее удобной, поскольку обозначения групп крови римскими цифрами (I, II, III и IV) вызывали путаницу (по системе Мосса группа I в системе Янски обозначалась как группа IV). Буквами А и В обозначаются эритроцитарные (в основном) антигены (аглотиногены), которые контролируются самыми распространёнными неполными доминантными (или кодоминантными) аллелями А и В, которые по отношению к аллелю О являются доминантными (О – это рецессивный фенотип, при котором отсутствует фермент галактозил-трансфераза), и все вместе относятся к *множественным аллелям* одного независимого генного локуса, расположенного дистально на длинном плече (q) хромосомы 9 (см. **Аллели**).

**G-белки\***. Суперсемейство гуанозиннуклеотидсвязывающих белков или, по-другому, белков, связывающих гуаниновые нуклеотиды ГТФ и ГДФ (GTP и GDP), откуда и получили своё название\*\*. В геноме человека обнаружено около 200 генов, кодирующих такие белки. Представляют собой преобразователи внеклеточных сигналов, активирующиеся сопряжёнными с ними рецепторами, путём обмена ГДФ на ГТФ (активная конформация)\*\*\*, и через короткий промежуток времени “самовыключающиеся”, при гидролизе ГТФ до ГДФ. Их называют “молекулярными переключателями со встроенным таймером”. Участвуют в многочисленных клеточных процессах, включая передачу сигналов при делении клеток, регуляции их роста и дифференцировки, в процессах внутриклеточного перемещения белков и везикул, а также в процессах чувственного восприятия. К этому семейству белков относятся тримерные G-белки адренергического пути передачи сигнала от адреналина, Rho-белки, участвующие в регуляции клеточного цикла, малые G-белки (Ras-белки)\*\*\*\*, опосредующие действие инсулина, *трансдуцин*, участвующий в зрительном восприятии, белки ARF и Rab, участвующие в везикулярном транспорте, белки Rap, участвующие в транспорте в ядро и из ядра. Некоторые из G-белков, такие как фактор инициации IF2 и факторы элонгации EF-Tu и EF-G участвуют в биосинтезе белка.

\*Открыты Альфредом Г. Гилманом и Мартином Родбелом, получившим в 1986 г. Нобелевскую премию по химии.

\*\*В отечественной литературе первоначально обозначались как N-белки.

\*\*\*Активная конформация белка взаимодействует, например, с Raf-белком, который активирует следующие по цепочке киназы (см. **Адаптерные белки**).

\*\*\*\*Белок Ras (~20 kDa) – своеобразный прототип всех G-белков. Мутации в гене белка Ras, уничтожающие его ГТФазную активность, ассоциированы примерно с 25 % всех видов опухолей у человека.

**Гуаниновые клетки.** Специальные *выделительные клетки*, располагающиеся в виде скоплений в печени у пауков и накапливающие

в цитоплазме в виде гранул гуанин. Эти гранулы постепенно выходят в полость печёночных протоков и по ним попадают в кишечник, а затем выводятся из организма. Гуанин выделяют также и нефроны пауков.

**Губернакулум.** От лат. *gubernaculum* – *руль, кормило, руководство.*

1. Фиброзный (соединительнотканый) тяж, соединяющий две анатомические структуры, например, зубной мешочек с десной.  
2. Мезенхимный тяж, связывающий яичко с мошонкой (*scrotum*) у новорождённых мальчиков и участвующий в прохождении (опущении) яичка через паховый канал.  
3. Хитиновый орган копулятивного аппарата у некоторых видов гельминтов.

**Губчатое вещество кости.** Рыхлые, не структурированные образования костной ткани у птиц (а также в прошлом у динозавров), представляющие собой депо кальция для формирования скорлупы яиц.

**Гуманизированные антитела.** В настоящее время ещё не удалось создать человеческие гибридомы и для получения терапевтических антител пока применяют только мышинные гибридомы. Образуемые ими моноклональные антитела представляют собой мощные иммуногены, на которые в организме пациентов образуются НАМА (от англ. *human anti-mouse antibodies* – *антимышинные антитела человека*). Для снижения иммуногенности таких антител проводят с помощью различных, довольно трудоёмких, способов их “очеловечивание”, перенося мышинные участки CDR\*, определяющие комплементарность, в структуру человеческого антитела.

\*Аббревиатура от англ. *complementarity determining regions*.

**Гумма.** От лат. *gummi* (*gum*) – *камедь*. Инфекционная гранулёма (опухолевидное, бугорковое разрастание соединительной ткани, часто с зоной коагуляционного некроза), характерная для третичного сифилиса. Синонимы – *гуммозный сифилид* (*gummatous syphilid*), *узловатый сифилид* (*nodular syphilid*), *сифилома*.

**Гуммиарабик\***. Прозрачные, смолоподобные выделения некоторых видов древесных акаций. Впервые в Европу *гуммиарабик* стали ввозить арабы. Его название происходит от лат. слова *gummi* – *камедь* (синоним *камеди* – гутта, от малайского *getah*, или *гуттаперча* – застывший сок гуттаперчевого дерева) и слова *arabicus* – *аравийский* (арабский) (см. *Гуттаперча*). По химической природе *гуммиарабик* – углеводный полимер (полисахарид). Из него впервые был получен пятиатомный сахар (*пентоза*), получивший вполне логичное название *арабиноза*. Нуклеиновые кислоты ДНК и РНК, как известно, состоят из остатков нуклеотидов, содержащих в своей молекуле *пентозу* (*рибозу* в РНК и *дезоксирибозу* в ДНК). Впервые этот сахар в нуклеиновых кислотах обнаружил в 1908 г. американский биохимик Пол Левен. Однако учёным он был уже известен раньше и даже получен синтетическим путём немецким химиком-органиком Эмилем Германом Фишером\*\* (1852–1919). Фишер обнаружил, что по своей молекулярной структуре этот сахар очень близок к *арабинозе*, поэтому, несколько видоизменив название

*арабинозы*, он дал название вновь полученному сахару – *рибоза*. Отсюда, нуклеиновые кислоты, содержащие *рибозу*, получили название *рибонуклеиновые кислоты* (РНК). Другой тип нуклеиновых кислот содержит сахар, отличающийся от *рибозы* отсутствием одного атома кислорода, поэтому получил название *деоксирибоза*, где префикс “де-” означает *отсутствие*, а корень “окси” – *кислород*. Для удобства произношения приставка “де-” была видоизменена на “дез-” – получилась *дезоксирибоза*\*\*\*. Отсюда нуклеиновая кислота, содержащая *дезоксирибозу*, называется *дезоксирибонуклеиновая кислота*, или ДНК.

\*Для современного молодого человека это слово, скорее всего, уже полная архаика, однако старшее поколение ещё очень хорошо помнит канцелярский клей *гуммиарабик*; тем не менее, знание истории этого слова очень важно для понимания происхождения нескольких суперсовременных биологических терминов.

\*\*Нобелевская премия 1902 г.

\*\*\*Дезоксирибоза была открыта в 1929 г.

**Гуммозный.** От лат. *gummi* – *камедь* и *-osis* – *состояние*. Содержащий камедь, а также относящийся к камедообразованию и камедетечению.

**Гуморальный.** От лат. *humor*\* – *жидкость, сок*. Относящийся к жидким внутренним средам многоклеточного организма. *Гуморальная регуляция, гуморальная связь, гуморальный иммунитет*.

\*С исторической точки зрения интересно отметить, что в основе средневековой медицины лежало учение Гиппократ о четырёх телесных гуморах: крови, флегме (слизи), светлой желчи и чёрной желчи, соотношение которых определяло здоровье или болезнь, а также темперамент человека (вспомните четыре типа темперамента: сангвинический, флегматический, холерический и меланхолический) (см. **Гиппократ**).

**Гумус.** От лат. *humus* – *земля, почва*. Органические компоненты почвы, перегной, представляющий собой гомогенный темно-коричневый материал, состоящий из гумина, гуминовых кислот и фульвокислот. Различают грубый гумус – *мор*, мягкий ли зернистый – *муль*, и промежуточный волокнистый – *модер*. Если ранжировать природные богатства по значимости для человечества, то почвы, безусловно, займут самое высокое место.

**Гуттаперча.** От малай. *gutah pertia* – *смола дерева перчи*. Млечный сок, получаемый из листьев гуттаперчевого дерева – эвкоммии (*Eucommia*) или коры бересклета бородавчатого (*Evonimus verrucosa*).

**Гуттация.** От лат. *gutta* – *капля, пятнышко*. Капельный процесс выделения растением избыточной воды (или растворов) в условиях затруднённой транспирации. Осуществляется *гидатодами* (см. **Гидатоды**). Состав гуттационной жидкости варьирует от чистой воды до сложной смеси веществ. Выделение воды из перерезанных сосудов называют *плачем* растения.

“Мыслящий человек есть мера всему”.  
Древнегреч. мыслитель и философ Протагор

## Д

“Значение ДНК столь велико, что  
никакое знание о ней не будет  
достаточно полным”.

Френсис Комптон Крик

**Дактилозоиды.** От греч. *daktilos* – *палец*, *zoon* – *животное* и *eidos* – *сходство, вид*. Одна из форм гидрантов (особей), напоминающих по внешнему виду палец, развивающихся на одном столоне у гидроидных полипов. Представляет собой пример полиморфизма, проявляющегося в пределах генетически однородной популяции (см. **Акантозоиды**, **Трофоиды**).

**Дальтонизм\***. Аномалии цветового восприятия (частичная цветовая слепота). Объясняется отсутствием в сетчатке колбочек одного или нескольких типов (см. **Дихромазия**, **Дейтеранопия**, **Протанопия**). Дальтонизму чаще подвержены мужчины\*\*, поскольку способность воспринимать цвет контролируется двумя сцепленными генами, расположенными в X-хромосоме. Синоним – *красно-зелёная слепота*.

\*Аномалия названа в честь английского физика и химика Джона Дальтона (John Dalton, 1766–1844), который сам страдал *протанопией* (неспособность различать красный цвет). В его семье ещё два брата также не различали красный цвет. Семейный дефект Дальтон подробно описал в 1798 г. в небольшой книжке, благодаря чему и возникло слово *дальтонизм*.

\*\*В европейских популяциях дальтонизм встречается примерно у 8 % мужчин и только у 0, 6 % женщин.

**Дардарин.** От бакского *dardara* – *тремор*. Крупный белок, содержащий 2527 аминокислотных остатков, кодируемый геном LRRK2 (*leucine-rich repeat kinase 2*), локализованном на хромосоме 12p12 (локус PARK8). Функции белка до конца не известны, но возможно он играет роль шаперона, а мутации в гене LRRK2 приводят к дисфункции митохондрий и ассоциированы с болезнью Паркинсона, сопровождающейся ранним развитием амиотрофий и деменции (см. **Болезнь Паркинсона**).

**Дартоз.** Мышечная оболочка мошонки.

**Дауномицин.** Антибиотик интеркалирующего действия, подавляющий матричные процессы (репликацию и транскрипцию ДНК). Образуется комплекс с ДНК (две молекулы дауномицина своей кольцевой системой встраиваются в молекулу ДНК между парами оснований G/C, а углеводная часть антибиотика укладывается в малую бороздку ДНК) (см. **Интеркаляторы (интеркалирующие агенты)**).

**Дафнии.** От лат. *Daphne* (Дафна) – собственное имя нимфы, дочери речного бога Пенея, превращённой в лавр. Название рода планктонных ветвистоусых рачков, длиной 1–3 мм, населяющих стоячие пресноводные водоёмы. В летнее время размножаются только партеногенетически; карликовые самцы появляются осенью из неоплодотворённых яиц при понижении температуры и укорочении светового дня (т. е. определение пола у дафний средовое). Для дафний характерны *цикломорфоз* и *половой диморфизм*. Расшифровка генома *Daphnia pulex* показала наличие значительного числа генов (~31 тысяча, при скромных абсолютных размерах генома в 200 млн. нуклеотидных пар), из которых почти треть не имеют известных аналогов. К удивлению биологов у дафний обнаружены гены, кодирующие нейротрофины, что говорит о сложности их нервной системы (см. **Нейротрофины**). Синоним – “водяные блохи”.

**ДВС-синдром.** Аббревиатура понятия “диссеминированное внутрисосудистое свёртывание”. Основная причина смертности в результате фатального развития инфекционных процессов (включая грипп и атипичную пневмонию) (см. также **Вирусные геморрагические лихорадки, Вирус Эбола**). Ключевую роль в его развитии играет гиперпродукция макрофагами/моноцитами и дендритными клетками провоспалительных цитокинов, возникающая как неспецифический первичный ответ на инфекцию, который позднее сменяется на локальный ответ, приводящий к массовой гибели эндотелиальных клеток. В результате резко возрастает проницаемость сосудов и развивается геморрагический синдром, отёки и тканевая гипоксия жизненно важных органов (лёгких, головного мозга, почек). ДВС-синдром также связан с элиминацией факторов свёртывания крови, приводящей, например, у рожениц к последующей “протечке раневых поверхностей” и их инфицированию. Инфицированные микротромбы, в свою очередь, приводят к сепсису и дают в результате практически 100 % летальность. Синоним – *тромбогеморрагический синдром* (см. **Диссеминация, Лимфокины, АФК, Сепсис**).

**Деадгезия.** От лат. *de* (*des*) – *отмена, удаление* и *adhaesio* – *прилипание, слипание*. Неспособность клеток поддерживать адгезию (контакт), возникающая в тех случаях, когда вступившие в контакт клетки зародыша не принадлежат к одному и тому же зародышевому листку. Явления агрегации, адгезии и деадгезии клеток определяют положение зародышевых листков относительно друг друга и создают возможности взаимодействия между ними (см. **Адгезия клеток**).

**Деамидазы.** От лат. *de* (*des*) – *отсутствие*. Ферменты, гидролитически удаляющие амидные группы. Синоним – *амидогидролазы*.

**Деаминазы.** Ферменты, вызывающие гидролиз  $-C-NH_2$  связи пуринов, пиримидинов и птеринон. Например, превращение цитозина в урацил происходит под действием деаминазы.

**Деацетилазы.** Ферменты, удаляющие *ацетильные* группы белков, например, модифицированных гистонов (см. **Сиртуины**).

В экспериментальной практике используется ингибитор деацетилаз *трихостатин А*, подавляющий деацетилирование гистонов.

**Дебильность.** От лат. *debilis* – *слабый*. Относительно лёгкая форма врождённого слабоумия.

**Дебранчинг фермент.** От лат. *de (des)* – *отмена* и англ. *branch* – *ветвь, ответвление*. Буквально, “*деветвящий фермент*” (амило-[1→6]-глюкозидаза), осуществляющий гидролитическое расщепление (1→6)-связей в процессах гликогенолиза.

**Дебрис.** От англ. *debris* – *осколки, обломки*. Продукты клеточной гибели (клеточные осколки), образующиеся в результате некроза тканей или их повреждения, и в норме поглощаемые фагоцитирующими клетками (см. **Фагосомы**). Большие количества дебриса образуются при химиотерапевтическом и лучевом лечении опухолей. Синоним – *фрагменты*.

**Девастация.** От лат. *devastatio* < *devasto* – *опустошать, разорять*. Комплекс мероприятий, направленных на полное уничтожение возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний в какой-либо местности. К ним относятся, например, *дезинфекция, дегельминтизация*.

**Дегенерация.** От англ. *degeneration* < лат. *degeneratio* – *вырождение, перерождение* (мед.) < *degenerare* – *вырождаться*, где *de (des)* – *отмена* и *genus (genos)* – *род*. Буквально, *вырождение*. Отклонение организации растений, животных и человека от нормального типа. Ухудшение ценных хозяйственных и адаптивных свойств. Уменьшение или исчезновение органов в ходе онтогенеза (индивидуального развития) в результате болезни или как приспособительная реакция на изменение условий среды. Перерождение клеток и тканей организма. Вырождение может быть причиной исчезновения популяции, вида.

**Дегенерация общая.** От лат. *degeneratio* – *вырождение, перерождение*. Процесс резкого упрощения организации организмов, связанный с исчезновением целых систем органов и функций. Обычно общая дегенерация наблюдается при переходе видов к паразитическому образу существования. Хрестоматийный пример – *корнеголовый рак саккулина*, паразитирующий на крабах. Синонимы – *регресс, ретрогрессия* (см. **Ретроморфоз**).

**Дегенерины.** От англ. *degeneration* – *вырождение* и греч. *protein* – *белок*. Белки, участвующие в формировании тактильных ощущений у элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*). По аминокислотной последовательности совпадают с белками, образующими семейство эпителиальных натриевых (Na<sup>+</sup>) каналов (ENaCs). Поэтому последние белки также иногда называют *дегенеринами*.

**Дегидроэпиандростерон.** (ДГЕА) – “*мать половых гормонов*”, “*заготовка*”, прогормон. Считается самым надёжным маркером биологического возраста. Обычно его продукция с 25 лет начинает падать на 2 % в год. Низкий уровень ДГЕА – предсказатель появления возрастных болезней. Избыток кортизола подавляет продукцию ДГЕА.

**Деградосома.** От лат. *degradatio* – *разжалование* (утрата положительных качеств) и греч. *soma* – *тело*. Комплекс бактериальных ферментов, обладающий активностями РНКазы и хеликазы, и участвующий в разрушении (деградации) различных мРНК.

**Дегрануляция.** От лат. *de* (*des*) – *отсутствие, отмена* и *granulum* – *зёрнышко, семечко*. Процесс выделения из внутриклеточных гранул, содержащихся в них биохимических продуктов. Например, при взаимодействии иммуноглобулинов IgE, локализованных на клеточной поверхности тучной клетки, с соответствующими молекулами аллергена она активируется, высвобождая в окружающую ткань из своих внутриклеточных гранул медиаторы, вызывающие всю совокупность аллергических реакций от воспаления до сужения периферических дыхательных путей (см. **Медиаторы**)

**Дедифференцировка.** От лат. *de* (*des*) – *отсутствие* и *differentia* (англ. *difference*) – *различие, разни́ца*. В буквальном смысле, *потеря различия*. Термин используется для описания процесса *реверсии* зрелой клетки в клетку, близкую по своему состоянию к эмбриональной. Другими словами, дедифференцировка – это потеря клеткой признаков специализации (утрата специфических свойств) и появление признаков примитивной морфофункциональной организации, обычно свойственной эмбриональным клеткам. В результате клетка становится способной к пролиферации и образованию массы неотличимых друг от друга клеток. В естественных условиях это исключительно редкое событие. При регенерации конечности, например, у саламандры *дедифференцировка* приводит к формированию *бластемы*. Обычно дифференцировка быстро достигает такой степени, когда клетка уже не может вернуться в исходное состояние и даже утрачивает способность к делению (см. **Дифференцировка, Факторы Яманаки**).

**Дезаминирование.** Гидролитическое удаление аминогруппы ( $-NH_2$ ).

**Дезинтегрин.** От лат. *de* (*des*) – *отсутствие*, *integer* – *нетронутый, целый* и греч. *protein* – *белок*. Протеаза *внеклеточного матрикса* семейства ADAM\*, содержащая консервативный каталитический сайт, связывающий цинк и разрушающая множество белков внутриклеточного матрикса (ВКМ). Протеазы ADAM связываются с интегриновыми рецепторами, способствуя регуляции сборки и разрушения ВКМ.

\*Протеазы адгезии и деградации, ассоциированные с матриксом.

**Дезинфекторы.** Вещества, уничтожающие болезнетворные микроорганизмы (обеззараживающие вещества).

Русский микробиолог Г. Косяков в 1887 г. впервые обнаружил появление резистентных (устойчивых) форм сибиреязвенного микроба в присутствии дезинфекторов.

**Дезинфекция.** От лат. *de* (*des*) – *отсутствие* и *инфекция*. Меры по обеззараживанию (обезвреживанию) болезнетворных микроорганизмов или переносчиков заразы (инфекции).

**Дезодоранты.** От лат. de (des) – *отсутствие* и odor – *запах*. Вещества, отбивающие дурной запах. Механизм их действия связан с глушением обоняния так называемым “розовым шумом”. Показано, что чувствительность или нечувствительность к запахам определяется средой обитания человека. Обычно постепенно развивается нечувствительность к доминирующим запахам. В европейских странах нетерпимость к вони, как и потребность в чистоте и опрятности прививалась медленно. Только к началу XIX века женщины обзавелись собственным индивидуальным ароматом, в котором сначала доминировали сильные традиционные запахи на “животной основе” – амбра, мускус, цебетин, которые постепенно сменились растительными эфирными маслами и приготовленной на их основе туалетной водой.

**Дезоксирибонуклеазы.** Ферменты, разрезающие одну или обе цепи в дуплексе ДНК. Синоним – *ДНКазы*.

**Дезэмбрионизация.** От лат. de (des) – *отмена, отсутствие*, embryo – *зародыш* и -ia – *условия*. Термин, обозначающий так называемую “перспективную катастрофу” эмбрионального развития в яйце, произошедшую примерно 320 млн. лет назад у многих видов насекомых. В результате зародыши стали выходить из яйца всё менее развитыми и менее жизнеспособными, и при этом всё более похожими на своих далёких эволюционных предков – “червеобразных”. Таковы личинки и гусеницы насекомых, интенсивно питающиеся и накапливающие жир, а затем впадающие в состояние “преобразующего покоя”, позволяющее им проходить превращение в куколку, являющуюся как бы “вторым яйцом”. В куколке ткани и органы личинки растворяются и заново формируются органы взрослого насекомого, и этот процесс мы называем *полным превращением* или *метаморфозом* (см. **Метаморфоз**). При дезэмбрионизации происходит перенос жизненно важных функций на ювенальные (ювенильные) стадии развития организма (явление *ювенализации*).

**Дейтеротокия.** От греч. deuterios – *второй*, tokos – *роды* и -ia – *условия*. Форма партеногенеза, при которой из неоплодотворённых яиц развиваются и самки, и самцы. Синоним – *амфитокия* (см. **Амфитокия**).

**Дейтеросомы.** От греч. deuterios – *второй* и soma – *тело*. Аморфные электронно-плотные (осмиофильные) структуры, размером от 60 до 700 нм, по периферии которых происходит образование до десятка (т. е. сразу) новых базальных телец (центриолей), позднее образующих реснички. В процессе роста центриолей дейтеросомы постепенно истощаются, при этом её центр может стать полым. Онтогенез ресничек выглядит следующим образом: диплосома → дейтеросома → процентриоль → центриоль → базальное тельце → ресничка. Синоним – “*формы конденсации*”.

**Дейтомерит.** От греч. deuterios – *второй* и meros – *часть*. Задний отдел тела у грегариин (см. **Грегарины**).

**Декапитация.** От лат. de (des) – *отмена, отсутствие*, caput – *голова* и -ia – *условия*. Удаление головы, обезглавливание животных механическим путём в процессе экспериментов.

Интересно отметить, что тараканы могут жить без головы в течение длительного времени, поскольку сосуды шеи закупориваются свернувшейся кровью, предохраняя от кровопотери, а дыхание обеспечивается через дыхальца на каждом сегменте тела и воздух попадает к тканям по трахеям. Мозг таракана не управляет дыханием, и у безголовых тараканов базовые рефлекторные нервные функции обеспечиваются нервными ганглиями, расположенными в каждом сегменте тела. К этим удивительным фактам можно добавить и способность тараканов выживать в течение длительного времени без пищи, обусловленную их *пойкилотермностью*.

**Декапентаплегальный ген (decapentaplegic gene).** Ген дрозофилы, управляющий развитием дорзальной части тела мухи (дорзо-вентральная дифференциация в процессе эмбрионального развития). Регуляторный белок, который детерминирует этот ген, управляет развитием крыльев и лапок дрозофилы. В свою очередь, *декапентаплегальный* ген запускается геном, носящим странное название *ёжик* (см. **Гены семейства хеджхог (Hedgehog)**).

**Декапацитация.** От лат. de – *удаление* и capacitas (capacitatis) – *способность*. Отсутствие *капацитации*, приводящее к неспособности сперматозоидов оплодотворять яйцеклетку Сперма кролика, быка и др. животных, а также человека содержит белковый фактор, обратимо подавляющий оплодотворяющую способность капацитированных сперматозоидов (см. **Капацитация**).

**Декапсидация.** От лат. de – *частица, обозначающая удаление, отмену чего-либо*, капсид – *вирусная оболочка* и -ia – *условия*. Сбрасывание вирусом оболочки (“раздевание”) при инфицировании клетки. Например, у вируса ВИЧ декапсидация происходит после связывания белка вируса Gp120 с рецептором CD4 на поверхности клетки. Для проникновения вируса внутрь клетки требуется ещё и корецептор CCR5 (см. **Капсид**).

**Декарбоксылазы.** Ферменты, удаляющие карбоксильную группу в виде CO<sub>2</sub>.

**Декорин.** От фр. decor – *украшаю* и греч. protein – *белок*. Протеогликан внеклеточного матрикса (ВКМ), в молекуле которого с коровым полипептидом соединена одна линейная цепь гликозаминогликана (ГАГ), играющий роль распорки (спейсера) между коллагеновыми волокнами. Контролирует процесс сборки коллагеновых волокон и их толщину (диаметр) (см. **Протеогликаны**).

**Декремент.** От лат. decrementum – *убыль, убывание*. Постепенное затухание (уменьшение) волны нервного возбуждения при её распространении по нерву. Декремент свойственен нервам беспозвоночных животных. Волна возбуждения в нервах позвоночных –

распространяется без *декремента*. Без декремента распространяется потенциалы действия и в миокарде.

**Дексиотропность.** От греч. *dexia* – *вправо, направо* и *tropos* – *поворот*. Смещение blastomeres в процессе эмбриогенеза по ходу часовой стрелки.

**Дексиотропные раковины.** От лат. *dexter* – *правый* и *tropos* – *поворот*. Раковины моллюсков с правовращающим направлением спирали. Такие раковины характерны для большинства улиток.

**Декстраны.** От лат. *dexter* – *правый* и суффикса “ан”, указывающего на то, что это углеводные полимеры. Водонерастворимые полисахариды – полимеры D-глюкозы, D-фруктозы или сахарозы с линейными или разветвлёнными главными цепями молекул и М.м. более 1 млн. Да – продукты бактериального метаболизма. Относятся к полиглюкозидам (полифруктозидам), образующим защитные капсулы и слизи у бактерий (бактериальные слизистые полисахариды)\*. Продукты их гидролиза с М.м. 70–90 kDa применяются в качестве заменителей плазмы крови.

\*Бактерии и декстраны составляют основную массу зубных камней (зубных бляшек), приводящих к разрушению зубной эмали и *кариесу* (от лат. *caries* – *гниль*).

**Декстрины.** От лат. *dexter* – *правый*. Промежуточные продукты (смесь олигомеров  $\alpha$ -1,4-глюкозы) ферментативного (при участии амилазы слюны) или кислотного гидролиза крахмала, амилопектина и гликогена. При дальнейшем гидролизе декстрины превращаются в глюкозу (см. **Мальтоза, Птиалин, Диастаза**).

В настоящее время разрабатываются новые способы доставки чужеродных молекул ДНК для целей генной терапии с использованием в качестве “упаковочного материала” для такой терапевтической ДНК полимеров, состоящих из В-циклодекстринов (*B-cyclodextrins*), инкрустированных адамантан\*-полиэтиленгликолем (АПЭГ). Такие положительно заряженные стабильные сферические CD-частицы, диаметром ~1 нм, малотоксичны, не отторгаются организмом и обладают “химическим якорем”, с помощью которого они могут присоединять молекулы, доставляющие их к определённым клеткам (молекулы “адресной доставки”).

\*От греч. *adamant* – *несокрушимый, алмаз*.

**Декстроза.** От лат. *dexter* – *правый* и суффикса “оза”, указывающего на то, что это сахар. Правовращающий сахар. Устаревшее название *глюкозы*.

**Декстрокардия.** От лат. *dexter* – *правый* и греч. *kardia* – *сердце*. Анатомическая особенность, при которой сердце смещается в правую половину грудной клетки с зеркальным расположением камер\*. Декстрокардия может быть самостоятельной или сочетаться с транспозицией других внутренних органов (декстрокардия неизолированная). Синоним – *декстрапозиция сердца* (см. **Декстрапозиция сердца, Зеркальная асимметрия**).

\*Впервые эту особенность описал в 1643 г. итальянский анатом Марко Северино (Marco Severino).

**Декстрапозиция сердца.** От лат. *dexter* – *правый* и *positio* – *положение*. Анатомическая особенность, при которой сердце смещено вправо, или верхушка сердца обращена вправо.

**Деламинация.** От позд. лат. *delaminare* – *подразделять на слои* < предлог *de* – *с, из, от* и *lamina* – *пластинка*. Процесс гастрюляции, при котором зародышевые клетки делятся параллельно поверхности зародыша.

**Деления созревания.** Происходящие друг за другом два клеточных деления, которым подвергаются *ооциты* и *сперматоциты* 1-го порядка. Первое деление называется *мейотическим* или *редукционным*, а второе – *митотическим* или *эквационным*. Их также называют *прередукцией* (*прередукционным* делением) и *постредукцией* (*постредукционным* делением). В результате этих делений образуются четыре гаплоидные клетки – одинаковые по размерам *сперматиды* у особей мужского пола и неравноценные продукты деления созревания у особей женского пола. Ооцит 1-го порядка (незрелый ооцит), под действием прогестерона отделяет маленькое *направительное*, или *полярное* тельце, превращаясь в ооцит 2-го порядка, который, в свою очередь, отделяет ещё одно полярное тельце, становясь зрелой яйцеклеткой (яйцом). После делений созревания яйцо уже готово к оплодотворению, в то время как сперматиды должны пройти стадии *морфогенеза* в процессе *спермиогенеза*, превращаясь в подвижные сперматозоиды.

**Делеция\*.** От лат. *deletio* – *уничтожение*. Структурное изменение ДНК хромосомы (абберация), характеризующееся потерей (нехваткой, выпадением) участка. При этом области, фланкирующие выпавший участок, соединяются. Терминальные делеции, т. е. делеции на концах хромосом, которые не сопровождаются стыковкой. Выпадение одиночных оснований (мутации в виде делеций) сдвигают рамку считывания кодонов (*frameshift*) (см. **Мутации сдвига “рамки считывания”**). Определённые делеции у человека приводят к таким генетическим патологиям как синдром “кошачьего крика”, синдром Вильямса и синдром Смит-Мадженис (см. соответствующие статьи). \*Делеции обозначают значком Δ (греческая буква *дельта*).

**Деманд-кардиостимулятор.** От англ. *demand* – *потребность*. Искусственный водитель ритма сердца, имплантируемый обычно в сердечную мышцу. Его электрическая активность может быть подавлена электрической активностью сердца. Синонимы – *ждущий водитель ритма*, англ. *demand pacemaker* (кардиостимулятор) (см. **Пейсмейкер**).

**Демекольцин.** Производное алкалоида *колхицина*; предотвращает сборку микротрубочек (применяется для лечения острого подагрического артрита) (см. **Колхицин**).

**Деменция.** От лат. *dementia*, где *de (des)* – *отсутствие, отмена* и *mens* – *ум*. Буквально, потеря ума. Умственная отсталость различной

степени выраженности (врождённое или приобретённое слабоумие). Следует отметить, что когнитивные расстройства могут иметь разные причины возникновения и различные механизмы развития, приводящие к нейродегенеративным процессам в головном мозгу (см. **Болезнь Альцгеймера**).

**Демерсальный.** От лат. demersus – *опускание, погружение*. Погружённый. Например, демерсальная икра водных организмов – донная икра (икра, опускающаяся на дно).

**Деметилазы.** От лат. de (des) – *отсутствие* и метильные группы. Ферменты, удаляющие метильные группы в ДНК, РНК и в белках.

**Демы.** От древнегреч. demos – *народ*. Человеческие субпопуляции, на которые обычно подразделяются большие популяции людей. Демы характеризуются низким процентом лиц, происходящих из других групп (< 1 %) и высокой частотой внутригрупповых браков (80–90 %) (см. **Изоляты, Популяция**).

**Денатурация.** От лат. de (des) – *отсутствие*, natura – *природа* (природные свойства) и -ia – *условия*. Потеря макромолекулой (например, белком или нуклеиновой молекулой) нативной конфигурации в результате нагревания, значительного изменения рН или воздействия денатурирующих агентов. Денатурация белков обычно сопровождается потерей биологической активности. Денатурация ДНК, или иначе, её плавление сопровождается расхождением цепей двойной спирали и превращением молекулы в одноцепочечные нити. Ранее считалось, что денатурированная ДНК представляет собой беспорядочный клубок, но сейчас мы уже знаем, что ДНК после плавления приобретает даже большую симметричность, чем в своём естественном состоянии. Это говорит о том, что денатурация ДНК протекает, по-видимому, не совсем так, как мы её себе представляем.

**Дендритные клетки\***. От греч. dendron – *дерево*. Крупные иммунные клетки, рассеянные по всему организму, имеющие дендритные отростки и несущие Toll-подобные рецепторы, распознающие ПАМС (см. **Адьюванты, Toll-подобные рецепторы**). Особенно много дендритных клеток в тканях, постоянно контактирующих с внешней средой, таких как слизистые оболочки ЖКТ, лёгкие и кожа. Относятся к системе “раннего оповещения” (*antigen presenting cells, APC*)\*\* и специализируются на размещении чужеродных переработанных молекул-антигенов на своей поверхности. После поглощения и расщепления на фрагменты чужеродных агентов, включая вирусные и бактериальные патогены, дендритная клетка внедряется в один из лимфатических узлов и представляет (предъявляет) эти антигены неактивным Т-клеткам, которые превращаются в эффекторные компоненты иммунной системы – клетки Т-хелперы (дифференцирующиеся по типу Th1 или Th2) и клетки Т-киллеры. APC-клетки размещают антигены на своей поверхности, используя комплексы *антиген–антитело*, а также главный комплекс гистосовместимости (*major*

*histocompatibility complex*, МНС). Этот антиген-МНС комплекс и распознают Т-клетки. Зрелые дендритные клетки экспрессируют на плазматической мембране *костимулирующие* молекулы CD80 и CD86, без которых предъявление антигена неэффективно и ведёт к гипореактивности или даже анергии (см. **Анергия**). Активированные Т-клетки, в свою очередь, запускают ряд процессов, приводящих к активации В-лимфоцитов, продуцирующих антитела. Кроме того, дендритные клетки высвобождают различные цитокины, участвующие в активации адаптивной системы иммунитета.

Синоним – *дендроциты*.

В настоящее время для борьбы с опухолями разрабатываются вакцины, представляющие собой активированные опухолевыми антигенами (нагруженные опухолевыми антигенами) дендритные клетки, которые после размножения в системе *in vitro* вводят обратно в организм донора-реципиента.

\*Дендритные клетки были открыты в 1973 г. канадским иммунологом Ральфом Стейнманом (R. M. Steinman). За их открытие и изучение роли в приобретённом (адаптивном) иммунитете в 2011 г. Стейнману была присуждена Нобелевская премия (как оказалось, посмертно, поскольку Стейнман умер, не дожив три дня, до объявления решения Нобелевского комитета).

\*\*Дендритные клетки, локализованные в центрах размножения лимфоидных органов, называются *фолликулярными дендритными клетками* (ФДК) (см. **Центры размножения**).

**Дендриты.** От греч. dendron – *дерево*. Ответвления нейронов, несущие мембрану с высоким порогом возбудимости. Представляют собой тонкие, множественные, ветвящиеся отростки, отходящие от тела нервной клетки. На них, как правило, оканчиваются множественные синапсы, сформированные другими нейронами. Поэтому, дендриты иногда называют “входными воротами” нейронов. Например, кортикальные нейроны могут иметь до 10 тысяч дендритов, формирующих трёхмерную разветвлённую структуру отростков, окружающих тело клетки. Дендриты иногда сравнивают с интеграторами аналоговых компьютеров, поскольку они могут суммировать импульсы десятков тысяч входящих сигналов. По морфологическим особенностям различают *базальные* и *апикальные* дендриты.

**Дендроциты.** От греч. dendron – *дерево* и kytos – *клетка*. Дендритные клетки (см. **Дендритные клетки**).

**Денитрификаторы.** От лат. de (des) – *отмена*, nitrogenium – *азот* и facio – *делаю*. Общее название бактерий, возвращающих азот в атмосферу (в виде N<sub>2</sub>)\*. Так почвенные бактерии *Pseudomonas* используют нитраты (ион NO<sub>3</sub><sup>-</sup> восстанавливают до N<sub>2</sub>) для разложения глюкозы и синтеза АТФ в анаэробных условиях. Действие денитрификаторов противоположно действию бактерий-фиксаторов азота, преобразующих его в нитраты.

\*На самом деле большая часть денитрификаторов обычно восстанавливает азот до нитритов или аммиака.

**Дентатный гирус (dentate gyrus).** От лат. dentatus – *имеющий зубы* и gyrus – *извилина*. Зубчатая извилина. Область гиппокампа, которую называют также “входной станцией”, нейроны которой делятся у человека всю жизнь (место интенсивного нейрогенеза). Деление прекращается только в старости или может быть подавлено “стрессорными” глюкокортикоидами. В составе гиппокампа выделяют также область CA1 (или “выходной канал”) и CA3 (“лабиринт внутренних связей”) (см. Гирус).

**Дентин.** От лат. dentis (dens) – *зуб*. Твёрдая ткань зуба, основная его часть, построенная подобно костной ткани из коллагена (тип I) и протеогликанов\*, но с более высоким содержанием в матриксе минеральных веществ (содержит около 70 % минералов, таких как карбонат и гидроксиапатит\*\*, обеспечивающих процесс *биоминерализации*), что придаёт зубам большую твёрдость (см. **Одонтобласты**). Выступающая из десны часть зуба *коронка* покрыта очень прочным веществом, которое называется *эмалью* (содержит ионы фтора (F<sup>-</sup>)\*\*\*). Корень зуба покрыт *зубным цементом*.

\*Из органических молекул содержит также *фосфатазы*.

\*\*Гидроксиапатит – Ca<sub>10</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>6</sub>(OH)<sub>2</sub> – минеральное соединение с прочной кристаллической решёткой – фосфат кальция (апатит – от фр. apatite < греч. apataō – *обманываю*).

\*\*\*При избыточном поступлении фтора в организм из окружающей среды (избыток фтора в воде) развивается *флюороз* – патологическое состояние костной ткани и ткани зубов, при котором эмаль зуба покрывается тёмно-жёлтыми пятнами (см. **Остебласты**).

**Депрессия гена.** От фр. depression – *подавление* < лат. depressus – *низкий, пониженный, вдавленный*. Термин применяется для описания состояния нормального гена со сниженной транскрипционной активностью (депрессированного состояния гена). Противоположное состояние гена – индуцированное (активное) состояние нормального гена.

**Депривация.** От лат. deprivatio – *лишение, отнятие, освобождение*. В буквальном смысле лишение организма (особи, человека) чего-либо, например, лишение сенсорного восприятия\*, которое возникает у спелеологов при длительном нахождении в пещерах. Термин также используют в клинической практике при описании ишемии какого-либо внутреннего органа (головного мозга, миокарда сердца), который недополучает кислород и питательные вещества. В связи с этим возникло общепринятое понятие “глюкозная депривация” головного мозга (см. **Ишемия, Инсульт**).

\*В экспериментальной практике используют специальные камеры сенсорной депривации, полностью изолированные и лишённые шума, света, запахов и т. д.

**Депсиды.** От греч. *depo* – *замешивать, выделять* и *eidos* – *сходство*. Соединения, содержащие сложноэфирную (депсидную\*) связь, образуемую за счёт фенольной гидроксильной группы одной молекулы фенолкарбоновой кислоты и карбоксильной группы другой.

\*Название дано по предложению немецкого химика-органика Эмиля Германа Фишера (1852–1919), получившего Нобелевскую премию в 1902 г.

**Депсипептиды.** От греч. *depo* – *замешивать, выделять* и *пептиды*. Полимеры, в которых вместо аминокислот включаются также гидроксикислоты, а между мономерами чередуются амидные и сложноэфирные связи. Представляют собой продукты вторичного метаболизма микроорганизмов (см. **Вторичный метаболизм**).

**Дериват.** От лат. *derivatio* – *отведение* (*derivo* – *отводит, отклонять*; *derivatus* – *отклонённый*). Производное, произошедшее от чего-либо более первоначального. Например, деривативные штаммы вирусов. *Деривативный* – отклоняющийся.

**Деривация.** От лат. *derivatio* – *отведение* < *rivus* – *ручей*. Отклонение.

Считается, что вирусы являются бактериальными (или клеточными) *дериватами*, утратившими ферментные системы генерации и поддержания метаболизма для существования во внешней (внеклеточной) среде.

**Дерлин.** Слово, полученное как акроним от англ. *degradation endoplasmatic reticulum linked* – *деградация, связанная с эндоплазматическим ретикулом* и греч. *protein* – *белок*. Белок, необходимый для ретроградной транслокации некоторых неправильно свёрнутых белков. Является ключевым компонентом системы ERAD (деградации, связанной с ЭПР) (см. **Ретроградная транслокация**).

**Дерматоглифика.** От греч. *derma* (*dermatos*) – *кожа* и *glyphe* – *резьба* (*glyphein* – *гравировать*). Генетически предопределённый индивидуальный рисунок кожных гребешков (папиллярный рисунок кожи на её не покрытых волосами участках) на *волярной* поверхности пальцев рук и ног, а также складки на ладонях и подошвах (см. **Волярный**). Обусловлен сосочковым слоем дермы (дермальными сосочками), которому соответствуют углубления лежащего на них эпидермиса. Кожный рисунок изучается путём получения отпечатков пальцев рук и ног, а также ладоней и подошв на бумаге (в настоящее время с помощью компьютерных систем). Существование редких дерматоглифических признаков (рисунков) может указывать на наличие хромосомных aberrаций, менделирующих мутаций и быть свидетельством тератогенных эффектов. Так для людей с синдромом Дауна характерные дерматоглифические признаки были описаны Камминсом. Хорошо известно, что хромосомные aberrации при синдромах Клайнфельтера, Патау и др. также сопровождаются специфичными для данного порока изменениями дерматоглифики.

**Дерматофиты.** От греч. *derma* – *кожа* и *phyton* – *растение*. Грибки, заражающие кожу.

**Десенсибилизация.** От лат. *de* (*des*) – *удаление*, *sensus* – *чувство*, англ. *ability* – *способность* и *-ia* – *условия*. В общем смысле, уменьшение чувствительности любой возбудимой структуры. В частности, уменьшение или полное снятие любой формы чувствительности к аллергену.

**Десенситизация рецепторов.** От лат. *de* (*des*) – *отсутствие*, *отмена* и позднелат. *sensitivus* – *чувствительный*. Потеря чувствительности рецепторной системы при продолжительном и непрерывном действии сигнальных стимулов (веществ- лигандов). Потеря чувствительности происходит за счёт удаления лиганд-рецепторных комплексов с поверхности клетки путём эндоцитоза без последующего рециклинга рецепторов. В результате клетка становится менее чувствительной к повторному воздействию лиганда. Обычно, когда стимул ослабевает ниже порогового значения, система вновь приобретает чувствительность.

Показано, что нарушение процесса десенситизации рецептора эпидермального фактора роста (ЭФР) может приводить к развитию рака.

**Десинхронозы.** От лат. *de* – *удаление* (отсутствие), греч. *synchronos* – *одновременный* и *-osis* – *состояние*. Патологические состояния организма, характеризующиеся нарушениями биоритмов (рассогласованием внутрисистемных и межсистемных ритмов, периодов и фаз), которые в норме синхронизированы между собой (внутренняя синхронизация) и с циркадными, сезонными и годовыми внешними природными ритмами (внешняя синхронизация). Слаженность биологических ритмов – это необходимое условие благополучного существования организма\*. Способность противостоять *десинхронозу* имеет индивидуальные особенности. По биоритмам люди условно делятся на “жаворонков” (25 %, активны в утренние часы), “сов” (40 %, максимально активны в вечерние часы) и “голубей”, которые более пластичны и их активность в меньшей степени зависит от времени суток.

\*Ещё в середине 80-х годов прошлого века у тараканов-прусаков, ведущих ночной образ жизни, были обнаружены 4 особые клетки, расположенные под головным ганглием, – предполагаемые кандидаты на внутренние “часы”, определяющие циркадные ритмы. Оригинальные эксперименты с перекрёстной пересадкой этих клеток у тараканов, выросших на американском и европейском континентах, показали сбой в нормальной активности прооперированных насекомых. Причём у тех особей, у которых возникал десинхроноз, через некоторое время развивались *опухолы*, в то время как они не возникали у особей, которым пересаживали клетки, полученные от тараканов-земляков (тараканов с одинаковыми биоритмами).

**Десквамация.** От лат. *desquamare* – *снимать чешую*, где *de* (*des*) – *отсутствие*, *отмена* и *squama* – *чешуя*. В общем смысле *десквамация* – это слущивание, отслаивание клеток с поверхности органа или ткани.

В частности, шелушение кожи (слущивание клеток эпидермиса), а также слущивание клеток эпителия, покрывающих слизистые оболочки, например, при воспалении. В клинической практике иногда с лечебными целями в урологии, проводят искусственную десквамацию рыхлого, воспалённого эпителия уретры.

**Десмины.** От греч. *desmos* – *связка* и *protein* – *белок*. Белки промежуточных филаментов цитоскелета (М.м. 50–55 kDa), содержащиеся в клетках сердечной мышцы (кардиомиоцитах) и скелетных мышцах (в структурах саркомера, называемых Z-линией, или Z-зоной). Через белки *десмоплакины* связаны с интегральными белками *кадхеринами*, сцепляющими клетки друг с другом, образующими *десмоглеиновый слой*.

**Десмоглеины.** От греч. *desmos* – *связка*, *glue* – *клей* и *protein* – *белок*. Трансмембранные белки десмосом из группы интегральных мембранных *кадхеринов*, соединяющие клетки друг с другом (см. **Кадхерины**). Образуют десмоглеиновый слой, который через слой *десмоплакина* соединяется с промежуточными филаментами цитоскелета (основные компоненты *десмосом*). Чаще встречаются в эпителиях; здесь промежуточные филаменты представлены цитокератинами. Кардиомиоциты содержат в составе десмосом *десминовые* фибриллы. В эндотелиальных клетках десмосомы содержат *виментиновые* промежуточные филаменты (см. **Десмосомы**, **Эксфолиатин**).

**Десмоколлины.** От греч. *desmos* – *связка*, *kolla* – *клей* и *protein* – *белок*. Трансмембранные белки десмосом из группы *кадхеринов* (см. **Кадхерины**).

**Десмолазы.** От греч. *desmos* – *связка*, *связь* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, расщепляющие в органических соединениях связи между атомами углерода.

**Десмология.** От греч. *desmos* – *связка* и *logos* – *наука, учение*.  
1. Раздел анатомии, изучающий связочный аппарат организма.  
2. Клиническая практика наложения повязок.

**Десмоплакины.** От греч. *desmos* – *связка*, *plaque* – *бляшка* и *protein* – *белок*. Белки десмосом, соединяющие белки *десмоглеины* (формируют подмембранный слой десмоглеина) с промежуточными филаментами цитоскелета, которые содержат *цитокератины* (эпителии), *виментины* (эндотелий) и *десмины* (кардиомиоциты).

**Десмопластический.** От греч. *desmos* – *связка* и *plasso* – *образую*. Имеющий отношение к формированию связывающих структур.

**Десмосомы.** От греч. *desmos* – *связка* и *soma* – *тело*. Поверхностные структуры клетки, представляющие собой особый вид соединений между клетками, характеризующиеся большой адгезивностью и интенсивно импрегнирующие четырёхокись осмия (OsO<sub>4</sub>). Иначе, заякоривающие структуры клеточной поверхности в виде бляшек (кнопок), обеспечивающие соединение (связывание) клеток друг с другом. Имеют вид плотных контактов, обеспечивающих механическую прочность сцепления клеток. Состоят из мембранных белков, связанных

с элементами цитоскелета – *промежуточными филаментами* (см. **Десмоглеины**, **Десмоплакины**). Десмосомы особенно часто встречаются в многослойном плоском эпителии. У беспозвоночных встречаются *септированные* десмосомы (см. **Септа**). *Септы* представляют собой выросты наружных слоёв обращённых друг к другу элементарных мембран и скрепляют клетки. Синоним – *maculae adhaerens* (“пятно адгезии”).

**Десмотубулы.** От греч. *desmos* – *связь, повязка* и лат. *tubula* (*tubulus*) – *трубочка*. Мембранные трубочки (тяжи эндоплазматического ретикулума (ретикулюма)), проходящие сквозь плазмодесму (канал плазмодёсмы). Через десмотубулы сообщаются между собой элементы эндоплазматического ретикулюма соседних клеток (см. **Плазмодёсмы**).

**Деспаза.** От греч. *desmos* – *связка, связь*, лат. *passus* – *шаг* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. “Мягкий” гидролитический фермент, действующий на фибронектин и ламинин.

**Деструенты.** От лат. *destructio* – *разрушение*. Гетеротрофные организмы, которые разрушают уже использованные или отмершие остатки биомассы, доводя их до состояния полной минерализации. К деструентам относятся бактерии и грибы. Синонимы – *деструкторы*, *биоредукторы*.

**Десцендент.** От лат. *descendens* – *спускающийся*. Потомок.

**Детергенты (detergents).** От лат. *detergere* – *стирать, чистить* (англ. *deter* – *отучивать, удерживать* и нем. *Agent* < лат. *agens* – *действующий*). 1. В общеупотребительном смысле – синтетические моющие вещества (стиральные порошки). 2. В лабораторной практике – поверхностно-активные вещества, используемые для разрушения липидных мембран. Представляют собой амфифильные липидоподобные молекулы, имеющие как гидрофильные, так и гидрофобные участки. От фосфолипидов отличаются тем, что имеют только один ацильный “хвост” и по форме похожи на конус (в результате в воде легко собираются в мицеллы) (см. **Мицеллы**). К детергентам, используемым для солюбилизации мембранных белков, относятся, например, сильный ионный детергент *додecilсульфат натрия* (ДСН, или SDS\*) или неионные синтетические детергенты такие, как *тритон* (третон X-100), *нонидет*, *эмульфожен* и *октилглюкозид* (см. **Солюбилизация**, **Хаотропные вещества**). Природные детергенты (эмульгаторы) – соли желчных кислот и лизолецитины желчи, представляющие собой полярные с одного и неполярные с другого конца молекулы.

\*SDS – *sodium dodecil sulphate*, где греч. *dodeka* – *двенадцать* (в ацильном “хвосте” содержит 12 (–CH<sub>2</sub>–) групп).

**Детерминанты.** От лат. *determinare* – *ограничивать, определять*. Детерминантные маркёры. Поверхностные маркёры клеток, например, белки главного комплекса гистосовместимости (МНС). Белки класса II МНС являются молекулами, представляющими антигены.

Их экспонирование на поверхности клеток иммунной системы вызывает ответ системы адаптивного иммунитета.

**Детерминация.** От англ. *determination* < лат. *determinatio* – *определение, установление* (границ). В буквальном смысле, определение пути дифференцировки той или иной клетки, приводящее к образованию органов и их систем в процессе развития зародыша. Другими словами, выбор из большого числа возможных потенций. Детерминация клеток обусловлена дифференциальной экспрессией генов и может быть генетически запрограммированной или определяться окружением (влиянием других клеток), гормонами или другими факторами среды. Она может быть *дефинитивной* (окончательной) или *лабильной*, поддающейся перестройке.

**Детерминация пола.** От англ. *determination* – *определение*. Различают гомогаметный и гетерогаметный пол. Обычно у самок две гомологичные половые хромосомы (XX), а у самцов две различные – XY. У гигантских варанов острова Комодо всё наоборот. Самцы имеют две идентичные половые хромосомы (ZZ – самец), а у самок половые хромосомы различаются (WZ – самка). Подобная система половых хромосом встречается у птиц, ящериц, лягушек (например, шпорцевых лягушек *Xenopus laevis*) и у некоторых насекомых. Эмбрионы рептилий (в частности, крокодилов и черепах) вообще не имеют половых хромосом, пол у них определяется температурой внешней среды при инкубации яиц. Необычно определение пола у утконоса, у которого пол детерминируется 10-ю хромосомами, чего нет ни у одного млекопитающего. Комодские вараны способны к непорочному зачатию\*, в результате которого появляются только самцы. В этом случае из яиц с генотипом Z и W, путём удваивания половых хромосом в яйце, возникают эмбрионы ZZ и WW, из которых жизнеспособными оказываются только мужские (ZZ). Известно, что овогенез сопровождается образованием *полоцита* (см. **Полоциты**), который обычно засыхает (отмирает). У комодских драконов полоцит выступает в роли сперматозоида. Этот механизм позволяет варанам выживать и образовывать новые колонии в случае попадания одинокой самки на незаселённый остров.

В течение долгого времени предполагали, что формирование мужского пола идёт по “активному” пути, т. е. была принята концепция активной детерминации мужского пола. В противоположность этому – развитие женского пола идёт по пассивному пути (т. е. отсутствие мужской детерминации автоматически предполагает развитие женского пола, а, говоря компьютерным языком, происходит по умолчанию). Эти представления подтверждали опыты на кроликах, поставленные ещё в 1940-х гг. французским физиологом Альфредом Жостом, который показал, что кастрированные мужские эмбрионы кролика превращаются в самок. Пятьдесят лет позднее на Y-хромосоме был открыт ген SRY\*\*, управляющий развитием мужского организма и названный “*главным переключателем пола*”\*\*\*, в котором всего одна нуклеотидная замена

приводит к тому, что мужская линия развития сменяется на женскую. Экспериментально показано, что встраивание гена SRY в геном плода мыши с генотипом XX, приводит к развитию мужской особи. Опыты *in vitro* также показали, что ген SRY может подавлять транскрипцию по механизму интерференции. Поэтому нет ничего удивительного в том, что у всех мужчин в последовательности нуклеотидов в гене SRY нет никаких отличий (нет полиморфизмов!). Это ген *абсолютного внутривидового консерватизма*. В то же время межвидовые различия гена в 10 раз выше, чем отличия по всему геному, даже у близких видов, например, в паре шимпанзе/человек! Если на 6–7-ой неделе эмбрионального развития человека не происходит включение гена SRY, развитие плода идёт по женскому пути. В каждой X-хромосоме локализована одиночная последовательность SOX3, почти на 90 % совпадающая с последовательностью SRY. Считается, что SOX3 – это генетический предшественник SRY, или его “предок”. Поскольку в женском организме происходит случайная инактивация одной из X-хромосом (см. **Лайонизация**), в норме у девочек экспрессируется только одна копия этого гена. Однако очень редко наблюдается дупликация этого гена, приводящая к изменению женского пола на мужской. Для гена SRY характерен также своеобразный антагонизм с геном DAXI, локализованным в X-хромосоме. При удвоении этого гена у млекопитающих, организм с генотипом XY развивается по женскому типу, т. е. в этом случае “побеждает” женский ген DAXI.

Следует отметить, что в последние годы обнаружены 50 генов, разбросанных по всему геному (по разным хромосомам), которые, скорее всего, могут участвовать в детерминации пола у человека (см. **Y-хромосома, Хромосомы половые**).

\*Бесполое воспроизводство почти всегда является следствием нехватки ресурсов и партнёров (см. **Партеногенез**). Интересно также отметить, что у позвоночных животных зачастую при рождении самцов бывает больше, чем самок. Эта закономерность отмечается и у людей.

\*\*Berta P., Hawkins J.R. et al., Genetic evidence equating SRY and the testis-determining factor. *Nature*, 1990, Nov. 29; 348 (6300): 448–450. Название дано от англ. аббревиатуры SRY – *sex-determining region of the Y* – ген, ответственный за процесс образования семенников, вырабатывающих, кроме половых клеток-сперматозоидов также гормон тестостерон, ответственный за маскулинизацию эмбриона и плода (см. **Интерстициальные клетки, Клетки Лейдига (Leydig's cell)**).

\*\*\*Этот ген образно также называют “половым террористом”.

**Детрит.** От лат. detritus – *истёртый*. Продукт распада мёртвых организмов, а также осадочный материал цитоскелетов и раковин вымерших организмов.

**Детритофаги.** От лат. detritus – *истёртый* и phagos – *пожирать*. Организмы, питающиеся детритом.

**Детрузор.** От лат. de-trudo (detrusus) – *сжиматель*. 1. Мышца в мочеиспускательном канале, сокращение которой укорачивает канал, в результате чего пассивно раскрывается внутренний сфинктер, что приводит к акту мочеиспускания. 2. Вообще, мышца, эвакуирующая при сокращении содержимое полого органа.

**Дефензины (дефенсины) (англ. defensins).** От лат. defensio – *защита* и греч. protein – *белок*. Семейство низкомолекулярных положительно заряженных (т. е. катионных) противомикробных пептидов\*, убивающих бактерии путём встраивания в клеточную мембрану (по типу пептидных трубок, пронизывающих мембрану), что и приводит бактерии к гибели. Продуцируются фагоцитирующими клетками (макрофагами, нейтрофилами, клетками Панета, локализованными в криптах кишечника). Обеспечивают дополнительную *врождённую* защиту пищеварительного ( $\alpha$ -дефензины) и дыхательного ( $\beta$ -дефензины) трактов (см. **Каталицидин**). Образование противомикробных пептидов стимулируется витамином D<sub>3</sub> (см. **Холекальциферол**).

В 2002 г. была обнаружена и противоВИЧ активность  $\alpha$ -дефензинов. Они препятствуют связыванию ВИЧ с корцептором CXCR4 (хемокиновым рецептором на Т-клетках) и проникновению вируса в клетки.

\*Найдены у мух, мышей и людей.

**Дефибринизация.** От лат. de (des) – *отсутствие, отмена* и fibra – *волокно*. Удаление фибрина из крови, плазмы. Сыворотка отличается от плазмы отсутствием фибриногена.

**Дефинитивный.** От лат. definitivus – *определяющий, окончательный, определённый*. Законченный, стабильный, конечный. Например, дефинитивный орган, дефинитивный процесс.

**Дефицит адгезии лейкоцитов.** От лат. deficio – *уменьшаться, убывать*. Патологическое состояние, проявляющееся иммунодефицитом, возникающим из-за генетического дефекта в лейкоцитарных интегринах (не образуется  $\beta$ -цепь молекул), что препятствует миграции лейкоцитов в тканях, в том числе в участки проникновения в организм патогенов (см. **Интегрины**).

**Дефицитарность.** От лат. deficio – *уменьшаться, убывать*. Неудержимое влечение к чему-то, чего не хватает.

**Дефишенси.** От англ. deficiency – *нехватка, дефицит*. Термин используется в классической генетике для обозначения концевых или терминальных делеций, при которых теряется генетический материал на концах хромосом (затрагивая теломерный и прилегающий к нему районы) (см. **Синдром кошачьего крика**). Синоним – “нехватки”.

**Дефолианты.** От лат. de – *удаление (отсутствие)* и folium – *лист*. Химические соединения, уничтожающие листовую покров у растений. Печально известен дефолиант – Agent Orange\*, который распыляли

в 1960–х гг. американские военные над тропическими зарослями во Вьетнаме (согласно гербицидной программе *Ranch Hand*). Agent Orange представляет собой смесь двух гербицидов – 2,4-D и 2,4,5-T (см. **Гербициды**). Однако производители (компании *Monsanto* и *Dow Chemical*) преднамеренно в эту смесь добавляли сильнейший яд кумулятивного действия **диоксин** (его самую токсичную разновидность *TCDD*), остающийся в окружающей среде на многие десятилетия, поскольку он не подвергается метаболизму ни одним микроорганизмом. Сейчас мы уже знаем, что *TCDD* воздействует на организм на эпигенетическом уровне, нарушая работу переключателей генов (см. **Эпигенетические факторы**). При этом особенно страшные последствия возникают для потомства пострадавших людей в нескольких поколениях, когда затрагиваются клетки генеративной линии, что приводит к тератогенезу (см. **Тератогены**). Дефолианты широко применяли в среднеазиатских республиках СССР для обработки хлопковых полей перед сбором урожая, что сильно сказалось на состоянии здоровья местного населения.

\*Название дано из-за оранжевого цвета ёмкостей, в которых доставлялся во Вьетнам этот химический агент.

**Децеллюляризация.** От лат. *de* – удаление (отсутствие), *cell* – клетка и греч. *-ia* – условия. Биоинженерная процедура, позволяющая получать соединительно-тканые каркасы каких-либо органов путём удаления из них клеток (их вымывания или разрушения). Такие каркасы используют в качестве внеклеточного матрикса или специфического субстрата для поддержания и выращивания на них стволовых клеток с целью восстановления (регенерации) определённых тканей и органов.

**Децидуальный.** От лат. *deciduous* – *оппадающий вниз (временный)* < *decido* – *ниспадать, падать*. Временно существующая структура, такая как, например, децидуальная ткань матки при беременности (децидуальная часть плаценты, или *децидула*) и слизистая оболочка матки, формирующаяся после имплантации зародыша\*, или слизистая оболочка матки, набухшая перед менструацией (*decidua menstrualis* – менструальная оболочка) и отпадающая при менструации. К децидуальным органам относятся и молочные зубы (*dens deciduus*)\*\* (см. **Децидуальные клетки, Провизорные органы**).

\*Децидуальная оболочка матки разрастается в период беременности, а после её окончания клетки соединительной ткани переходят в период покоя ( $G_0$ -период) и оболочка отпадает при родах.

\*\*Название “молочные” для сменяемых зубов дал др.-греч. врач Гиппократ (см. **Гиппократ**), который считал, что эти зубы образуются из молока.

**Децидуальные клетки.** От лат. *deciduous* – *оппадающий*. Клетки децидуальной оболочки матки (децидулы), представляющей собой разросшийся (трансформированный) в результате беременности функциональный слой *эндометрия*.

**Децитабин.** Название препарата 5-аза-2'-дезоксцитидина – нуклеозидного аналога, ингибирующего DNMT (ДНК-метилтрансферазу). Для того, чтобы *децитабин* стал активным он должен быть встроен в геном клетки, но это может приводить к мутациям в дочерних клетках. Препарат токсичен для костного мозга.

**Дженерики.** От англ. generic < лат. genus – *родовой; характерный для определённого класса, общий*. Общее название лекарств, на которые закончилось действие патентов, и произведённых по приобретённым лицензиям. Лекарства, которые намного дешевле оригинальных форм и, к сожалению, часто уступающие им по качеству (хотя производители это обычно отрицают). Кроме того, дженериками называют лекарственные формы, полученные искусственным путём (синтетические лекарства), в отличие от *галеников* (см. **Галеники**).

**Джиантин.** От англ. giant – *великан, гигант* и греч. protein – *белок*. Биспиральный белок, принимающий участие в удержании окаймлённых пузырьков на мембране аппарата Гольджи. Джиантин закрепляется на мембране COP1-везикул\* с помощью домена, проникающего в мембрану окаймлённого пузырька, а другим концом через белок GM130 при участии белка p115 фиксируется на мембране аппарата Гольджи (см. **Окаймлённые пузырьки**).

\*COP1-везикулы (окаймлённые пузырьки) осуществляют ретроградный транспорт белков из аппарата Гольджи в эндоплазматический ретикулум (ЭПР).

**Диабет.** От греч. diabetes – *проходить сквозь* < dia – *сквозь, через* и baino (bet) – *проскакивать*. Многофакторное заболевание, затрагивающее различные метаболические процессы и характеризующееся высоким содержанием глюкозы в крови. В 1889 г. немецкие физиологи Илья Меринг и Оскар Минковский в опытах по удалению у собак поджелудочной железы установили существование панкреатического диабета\* (см. **Инсулин, Лангерганса островки**). Различают два совершенно разных заболевания с одним названием диабет: diabetes mellitus\*\* – *сахарный диабет* (инсулинозависимый диабет I-типа, или “юношеский”, и неинсулинозависимый диабет II-типа, или “диабет полных”\*\*\*). (Существует ещё и diabetes insipidus – *несахарный диабет*, обусловленный нарушением регуляции водно-солевого обмена.) Диабет I-типа представляет собой аутоиммунное заболевание, при котором аутореактивные Т-лимфоциты разрушают бета-клетки поджелудочной железы. Основным антигеном атаки служит *декарбоксилаза глутаминовой кислоты\*\*\*\**. Не леченный диабет I-типа сопровождается ацидозом и заканчивается прекоматозным состоянием, переходящим в диабетическую кому. При диабете II-типа дефицита инсулина не бывает, поэтому лекарственная стимуляция продукции инсулина поджелудочной железой в большинстве случаев, а тем более введение инсулина, просто вредны. В то же время некоторые диабетологи придерживаются иной

точки зрения, но думается, что тем самым они излечимый диабет II-типа переводят в неизлечимый диабет I-типа.

\*Произошло это случайно и помогло открытию мухи, которые слетались на мочу, выделяемую прооперированными собаками, которая оказалась сладкой.

\*\*Считается, что термин “диабет” был введён греческим врачом Аполлоном в 230 г. до н. э. Заболевание упоминается уже в Библии. Латинское слово “mellitus” – *сладкий как мёд, приготовленный на меду* попало в название болезни из-за сладкого вкуса мочи больных сахарным диабетом.

\*\*\*Следует также выделить инсулинонезависимый сахарный диабет без ожирения (до 15 % случаев диабета II-типа, обозначаемый как диабет III-типа), при котором, как и при диабете II-типа печень не в состоянии принимать из крови излишки глюкозы. Этот тип диабета связан с нарушениями метаболизма в печени, обусловленными гипертиреозом (тиреотоксикозом, отсюда и название диабета III-типа – *тиреотоксический диабет*).

При наличии у человека антигена *DR3* (один из антигенов главного комплекса гистосовместимости, НМС) вероятность заболевания сахарным диабетом возрастает в три с лишним раза. У коренных, как считалось, американцев из Аризоны, принадлежащих к индейскому племени *хавасупаи* очень высокий уровень распространения диабета I-типа (на самом деле предки хавасупаи мигрировали из Азии). Ещё в 1990 г. была предпринята попытка обнаружить у них генетическую подоплёку диабета, которая не выявила никаких специальных генов (гена) диабета.

\*\*\*\*В экспериментах на мышах было показано, что вирус Коксаки В4 может быть причиной диабета I-типа. В одном из белков вируса обнаружены последовательности аминокислот, совпадающие с последовательностями *декарбоксилазы глутаминовой кислоты* (см. **Коксаки вирусы**). Наконец, эпидемиологические исследования показывают, что инсулинозависимый диабет у детей может быть обусловлен вирусами краснухи и паротита.

**Диабет гестационный.** От греч. *diabetes* – *проходить сквозь* и *gesto* (*gero*) – *носить, нести*. Повышение уровня сахара в крови (гипергликемия), связанная с беременностью. Гипергликемия беременных обусловлена специфической активностью плаценты (см. **Плацента, Гестационный период**).

**Диабетические язвы.** Трофические язвы на ногах, как результат “снашивания” защитной подушки жира, располагающейся между костью и кожей, в результате кожа стирается, и образуются язвы. Причина заболевания – повреждение моторных нейронов и сенсорных нервов. Состояние, угрожающее жизни.

**Диагенез.** От греч. *dia* – *сквозь* и *genesis* – *происхождение*. Процесс посмертного разрушения костей на стадии высыхания, занимающий от нескольких лет до десятилетий. Разрушение начинается с деградации

костного коллагена, что делает скелет хрупким и ломким. В последующем оставшийся минеральный компонент костей *гидроксиапатит* либо разрушается, либо подвергается окаменению (петрификации), благодаря чему останки и сохраняются.

**Диагноз.** От греч. *diagnosis* – *распознавание, определение*. Определение существа заболевания, его характер и особенности на основании всестороннего исследования пациента.

**Диада.** От греч. *dyados* – *пара*. Дуплицированная хромосома, образованная в процессе мейоза расщеплением *тетрады*. Синоним – *бивалент*.

**Диакинез.** От греч. *dia* – *сквозь, через* и *kinesis* – *движение* (движение вдаль). Последняя стадия профазы первого деления мейоза, в течение которой биваленты, заполнявшие весь объём ядра, начинают перемещаться под оболочку ядра, образуя сферу, а сама оболочка исчезает и окончательно формируется веретено деления. В результате на препаратах становятся видными хромосомы, число которых равно гаплоидному ( $1n$ ).

**Диализ.** От греч. *dialysis* – *отделение, разложение*. Способ разделения коллоидов и растворов высокомолекулярных веществ от растворённых низкомолекулярных веществ (истинных растворов солей), основанный на том, что коллоиды плохо проходят через полупроницаемые мембраны. На принципе диализа основан метод *гемодиализа* – освобождения от токсических соединений при почечной недостаточности. Гемодиализ применяют также для лечения коматозных состояний.

**Диандрия.** От греч. *di* – *два, двойной* и *andros* – *мужчина*. Форма *псевдонормального кариотипа*, в котором все хромосомы имеют отцовское происхождение. Диплоидные эмбрионы, у которых все хромосомы имеют отцовское происхождение, называются *диандрическими*. У диандрических зародышей происходит злокачественное перерождение плодных оболочек (см. *Дигения*).

**Диапауза.** От греч. *dia* – *через, сквозь* и *pausa* – *остановка, перерыв*. В общем смысле, *диапауза* – это остановка в развитии (формообразовании). Как у растений, так и у животных, диапауза характеризуется снижением общего уровня метаболизма, хотя и отличается от состояния покоя, обусловленного неблагоприятными условиями среды. У членистоногих продолжительная остановка в развитии наступает у каждого вида на определённой стадии вне видимой и непосредственной связи с факторами среды. Например, у насекомых диапауза наступает на стадии куколки. Главный фактор, вызывающий диапаузу – фотопериод (продолжительность светового дня).

**Диapedез.** От греч. *diapedesis* – *просачивание, проскакивание*, где *dia* – *сквозь* и *pedesis* – *скачок* (англ. *a leaping*). Прохождение (миграция) клеточных элементов (например, полиморфноядерных нейтрофилов) через неповреждённые (интактные) стенки кровеносных сосудов (капиллярные стенки). Диapedез особенно выражен для моноцитов, которые

в интерстиции превращаются в тканевые макрофаги – *гистиоциты*. Повышенная проницаемость обеспечивается действием гистамина, кининов и простагландинов\*.

\*Аспирин, подавляет циклооксигеназу (ЦОГ-1) и, тем самым, снижает уровень простагландинов, препятствуя развитию воспаления (см. **Аспирин**).

**Диаспоры.** От греч. *diaspora* – *рассеяние*. В ботанике, части растений (чаще семена и плоды), предназначенные для размножения и отделяющиеся от материнского растения естественным образом.

**Диарея.** От греч. *diarrheo* – *истекаю (истечение)*. Частые жидкие испражнения, понос, иногда с кровью (энтерогеморрагическая диарея). Различают диарею острую и хроническую, а также аллергическую, лекарственную, лучевую (как симптом лучевого поражения) и инфекционную. Известна также диарея, связанная с нарушениями метаболизма и всасывания (см. **Целиакия**). Врождённая диарея, вызванная мутацией сплайсингового сигнала в определённом гене (см. **Сплайсинг**). Диарея, связанная с изменением режима питания (приёмом непривычной пищи). Диарея, спровоцированная страхом или сильными эмоциями\*. Наконец, известна “диарея путешественников”, или водная диарея (см. **Энтерогеморрагия**).

\*Такую диарею в быту называют “медвежьей болезнью”.

**Диастаза.** От греч. *diastasis* – *разъединение*. Современное название *амилазы* – фермента слюны или поджелудочной железы (панкреатического сока), гидролизующего (осахаривающего) крахмал. Синонимы – *амилаза, пتيالин* (устар.)

**Диастола.** От греч. *distole* – *растягивание, расширение*. Фаза ритмически повторяющегося расслабления сердечной мышцы, наступающая после *систола* и приводящая к наполнению желудочков сердца кровью.

**Диатез\***. От греч. *diathesis* – *распределение, расположение*. 1. В общем смысле термин обозначает врождённую предрасположенность организма к некоторым заболеваниям. 2. Предрасположенность к ненормальным реакциям на обычные стимулы или вещества, например, пищевой диатез.

\*Не очень строгий и не очень точный термин.

**Диауксия\***. От греч. *di* – *два* и *auxano* – *выращиваю*. Трофическое поведение микроорганизмов, при котором в питательных средах, содержащих смеси легкоусвояемых и медленно метаболизируемых углеводов, сначала используются первые, а затем после их истощения и наступления *идиофазы* – “второсортные” углеводы (см. **Идиофаза**). Другими словами, *диауксия* – это последовательное использование двух субстратов.

\*Термин ввёл в 1942 г. французский исследователь Жак Моно (1910–1976) (см. **Оперон**).

**Диафиз.** От греч. *diaphysis* – *расту между*. Средняя часть трубчатой кости, расположенная между двумя эпифизами.

**Дивергенция нуклеотидная.** От лат. *divergere* – *отклоняться, расходиться*. Различие в последовательности нуклеотидов (в процентах) одинаковых участков ДНК, или генов, кодирующих одинаковые белки у разных видов организмов. Соответственно имеет место *дивергенция аминокислотных последовательностей* белков.

**Дивергентный митоз.** От лат. *divergentia* – *отклонение* < *divergere* – *отклоняться*. Бесцентриолярный митоз *анастрального* типа (на полюсах нет “звёзд” – *цитастеров*), протекающий при I и II делении созревания ооцита. Своё название этот тип митоза получил из-за того, что волокна веретена не отходят от одной точки, а расходятся широким фронтом (дивергируют) от зоны “полярных шапочек” (см. **Цитастер**).

**Дивергенция.** От лат. *divergere* – *отклоняться, обнаруживать расхождение*. 1. Постепенное расхождение признаков близкородственных популяций, приводящее к возникновению новых видов. Возможна и дивергенция близкородственных видов, например, шимпанзе и человека. Дивергенцию признаков рассматривают как важный фактор эволюции\*. Она описана у очень многих животных, в том числе у млекопитающих, амфибий, рыб, насекомых. Дивергенция известна и у растений. 2. В молекулярной биологии дивергенция – это различие между двумя похожими нуклеотидными последовательностями в ДНК или в аминокислотных последовательностях гомологичных белков.

\*На этих представлениях базируется и учение Ч. Дарвина.

**Дивертикул.** От лат. *diverticulum* – *дорога в сторону*. Мешковидное выпячивание стенки полого органа (слепые выросты, замкнутое пространство в виде мешка), например, дивертикул кишки, пищевода, мочевого пузыря. Синонимы (англ.) – *rocket* (карман), *pouch* (сумка, мешочек).

**Дивульсия.** От лат. *divulsio* – *искажение*. 1. Удаление части органа отрывом. 2. Резкое растяжение стенки канала или полости. *Дивульсор* – инструмент для принудительного растяжения суженного просвета канала, например, суженного участка уретры.

**Дигения.** От греч. *di* – *два, дважды, двойной* и *gune* – *женщина*. Форма псевдонормального кариотипа, в котором все хромосомы имеют материнское происхождение. Диплоидные эмбрионы, у которых все хромосомы имеют материнское происхождение, называются *дигеническими*. Следует отметить, что гаплоидные наборы отцовских и материнских хромосом неравнозначны, и у зародыша функционируют неодинаково (см. **Диандрия, Импринтинг генов (половой)**).

**Дигенный.** От греч. *di* (*dis*) – *два, дважды* и *genos* – *род*. Характеризующийся дигенезом. Паразит, сменяющий двух хозяев, как, например, дигенные *трематоды* (см. **Трематода, Гетероксенный**).

**Дигидротестостерон (ДГТ).** Мужской половой гормон (17-гидрокси-5-андростан-3-он), производное *тестостерона*. Образуется

из тестостерона в результате восстановления кольца А под действием фермента 5-альфа-редуктазы (5 $\alpha$ -редуктазы) (см. **Альфа-редуктаза**). ДГТ – это андроген с повышенной активностью тестостерона (см. **Тестостерон**). Обеспечивает рост волос на теле, утолщение голосовых связок и рост мышечной массы у мальчиков в период полового созревания. У мужчин с высоким уровнем ДГТ в плазме крови возрастает уровень недоверия к другим людям, особенно в сложных социальных ситуациях, а также увеличивается уровень поведенческой агрессивности. Синоним – *станолон* (stanolone).

**Дигрессия.** От лат. digressio – *уход, удаление, отклонение*. Отступление, отклонение в развитии.

**Дизиготные близнецы.** От греч. di – *двойной* и *зигота*. Близнецы, каждый из которых развивается из своей яйцеклетки. Их количество зависит от того, сколько яйцеклеток одновременно созревает у женщины и сколько будет образовано зигот в результате оплодотворения. Такие близнецы генетически различаются как обычные сибсы. Вероятность рождения дизиготных близнецов в значительной степени зависит от повышенного уровня фолликулостимулирующего гормона (ФСГ) в крови у женщины, что, в свою очередь, приводит к одновременному созреванию нескольких яйцеклеток. У человека в 4-ой хромосоме обнаружен ген, отвечающий за повышенную репродуктивность.

**Диетогенетика.** От нем. Diät < лат. diaeta < греч. diaita – *правильный образ жизни* и *генетика*. Генетика питания. Новое направление в диетологии, исследующее генетические особенности реакций людей на продукты питания и лекарственные препараты, а также возможности компенсации физиологического дефицита определённых веществ, обусловленные изменениями в специфических генах. Реализует идею зависимости состояния здоровья от характера питания. Одно из направлений медицины будущего – “персонализированной медицины”.

Следует отметить, что достоверность диетогенетических Интернет-тестов в настоящее время вызывает сомнения.

**Диз- (дис-).** От греч. dys (лат. dis) – часть сложных слов, обозначающая *нарушения, расстройство, отрицание* или *утрату* чего-либо.

**Дизентерия.** От греч. dysenteria, где dys – *расстройство*, enteron – *кишечник* и -ia – *условия*. Термин, подразумевающий *кровавую диарею*. Инфекционное заболевание, характеризующееся частым водянистым стулом (часто профузным), с примесью крови и слизи. Сопровождается болями в животе, тенезмами, повышенной температурой (лихорадкой), обезвоживанием и нарушениями электролитного обмена. Различают: 1. *Бацилярную* дизентерию, вызываемую шигеллами (*Shigella*), или другими бактериями. 2. *Амёбную* (вызывается *Entamoeba histolytica*), обусловленную язвенным колитом. 3. *Шистосомную* (вызывается инфекцией нескольких видов *Schistosoma*). 4. *Вирусную*.

**Дизинтегрины.** От лат. *dis* – *отрицание* и *integratio* – *возобновление* (объединение). Белки плазмы крови, связывающиеся с основными интегринавыми рецепторами тромбоцитов, и ингибирующие их агрегацию (откуда и получили своё название) (см. **Интегрины**).

**Дизруптивный отбор.** От лат. *disruptus* – *разорванный*. Отбор, создающий две нормы, в результате чего кривая распределения свойств признака становится двувёршинной, т. е. на месте прежней нормы возникает провал.

**Дизъюнкция.** От лат. *disjunctio* – *разобщение, обособление*. Разрыв, пробел (англ. *gap*).

**Дикарион.** От греч. *di* – *два* и *karyon* – *ядро клетки*. Клетка с двумя ядрами. Соответственно могут быть клетки с тремя ядрами – *трикарионы*, четырьмя – *тетракарионы* и многоядерные клетки – *поликарионы*. Термины используются, главным образом, в технике слияния клеток (клеточной инженерии). В природе также встречаются двужадерные клетки, например, гепатоциты печени мышей и человека, или эпителиальные клетки зрелых фолликулов вителлярия у насекомых.

**Дикротия.** От греч. *dis* – *дважды* и *krotos* – *удар, бой* (англ. *a deat*). Удвоение пульсовой волны, определяемое при пальпации (*дикротический пульс*) (см. **Интеркадентный**).

**Диктиома.** От греч. *diktios* – *сеть* и *oma* – *опухоль*. Опухоль ресничной части сетчатки глаза – злокачественная ресничная эпителиома (может также встречаться в ЦНС под названием медуллоэпителиома). Синонимы – *диктиоцитома, медуллобластома* и *диктиома Фукса\**.

\*Впервые описал этот вид опухоли австрийский офтальмолог E. Fuchs (1851–1930).

**Диктиосомы.** От греч. *diktios* – *сеть* и *soma* – *тело*. Буквально, *сетчатые тела* (видимые под световым микроскопом сетчатые структуры). Отдельные зоны скопления мембран аппарата Гольджи – группы плоских “вафлеобразных” замкнутых цистерн или сплюснутых мешочков (пластинок), расположенных в виде штабелей, от краёв которых отшнуровываются сферические пузырьки Гольджи. *Диктиосомы* – это не совсем точное название, поскольку аппарат Гольджи не выглядит как сеть, а скорее как стопка изогнутых напоподобие блюдца пластинок. В зоне диктиосомы, а также аппарата Гольджи (АГ) различают проксимальный (формирующийся), или *цис-участок* и дистальный, или *транс-участок*. Между ними располагается промежуточный (средний) участок АГ (см. **Транс-сеть АГ**). Диктиосомы хорошо выражены в клетках растений и беспозвоночных (впервые были описаны для яиц моллюсков).

**Диктиостела (диктиостелиум).** От греч. *diktios* (*diktion*) – *сеть* и лат. *stela* – *столб*. Разновидность трубчатой стелы. Другими словами, тип центрального цилиндра (стелы) стебля у высших растений, при котором концентрическая флоэма окружает ксилему, образуя сетчатый цилиндр. Характерна для папоротников.

**Дикумарол.** 3,3'-метилен бис (4-гидроксикумарин)\*. Антикоагулянт, подавляющий образование *протромбина* в печени. Относится к антивитаминам К и у крупного рогатого скота может приводить к геморрагическим диатезам при неправильном кормлении (содержится в гниющих травах). В экспериментах на клеточных культурах обнаружено, что дикумарол и сходные с ним соединения могут подавлять активность фермента *NQO1*, а, следовательно, и активность опухолевого супрессора белка *p53*. Синонимы – *дикумарин*, *бисгидроксикумарин*.

\*Кумарин – производное оксикоричной кислоты в форме лактона (дикумарин – лактон кумариновой кислоты); присутствует в виде глюкозида в некоторых растениях, например, в цветках донника (определяет горьковатый запах донника). Значительно чаще в растениях встречаются гидроксилированные производные кумарина – *скополетин* и *эскулетин*.

**Дилятация.** От лат. dilatatum (dis+latus) – *расширять*, *распространять*. Расширение, растягивание. Например, вещества вазодилататоры – вещества, расширяющие просвет сосудов (понижающие давление крови).

**Димер.** От греч. di – *два* и meros – *часть*. Общий термин для обозначения структур (чаще белковых), образованных ассоциацией двух одинаковых субъединиц.

**Диметилглицин.** Метилированный глицин. В 70-е годы XX века называли витамином В<sub>15</sub>.

**Диметилтриптамин (DMT).** Соединение, обладающее галлюциногенным действием, приводящим к паническому возбуждению. Психомиметик, который получают из южноамериканских растений, используемых для приготовления нюхательного табака. Сходен по своему действию с ЛСД\*, и поэтому запрещён как наркотик. Содержится в чае под названием *оаска*, который употребляют приверженцы церкви Centro Espirita Beneficento Uniao do Vegetal в штате Нью-Мексико в США.

\*ЛСД – диэтиламид лизергиновой кислоты, относится к антисеротониновым соединениям, которые связываются с рецепторами этого “гормона счастья”. На линии мышей, лишённых серотониновых рецепторов, показано, что для проявления галлюциногенного эффекта рецепторы строго необходимы, но ведь и другие препараты связываются с этими рецепторами на нейронах, но при этом эффект их действия другой.

**Диминуция\*.** От лат. diminutia – *уменьшение*. Запрограммированное уменьшение генетического материала в результате потери в процессе развития части хроматина в соматических клетках. Деминуция характерна для некоторых видов организмов\*\*. Так при дроблении яиц аскариды, эмбриональные клетки уже во время второго деления дробления, дающие начало соматическим тканям, теряют часть хромосомного материала\*\*\*. Подобный процесс характерен и для насекомых галлин, у которых при обособлении соматических ядер происходит значительная редукция

хромосомного материала. При этом клетки половых зачатков содержат 40 хромосом, а соматические только 8. Диминуция описана также для некоторых простейших (инфузорий), теряющих на определённой стадии развития генетический материал вегетативного ядра (макронуклеуса) (см. **Макронуклеус**).

\*Явление было открыто в 1887 г. Теодором Бовери (1862–1915).

\*\*У аскарид, циклопов (веслоногих ракообразных), инфузорий, клещей, жуков, бабочек, мух и рыб (миксин). У циклопов перед 4–5 делением дробления до 70 % ДНК выводится за пределы ядер в виде гранул и разрушается.

\*\*\*Аскариды и другие нематоды теряют большую часть своего конститутивного гетерохроматина. Механизм диминуции связан с особенностями хромосом у аскарид, имеющих голоцентрические центромеры. Нити митотического веретена на ранних стадиях деления-дробления прикрепляются только к районам хромосом, не удаляемым при диминуции.

**Диморфизм (внутривидовой).** От греч. *di* – *двойной* и *morphe* – *форма*. Буквально, двуформность. Наличие у одного вида организмов форм, различающихся по внешнему виду и функциям, например, аксолотль и амблистома.

**Диморфизм половой.** От греч. *di* – *двойной*, *два* и *morphe* – *форма*. Термин для обозначения морфологических отличий между самцами и самками. Другими словами, наличие у особей разного пола, принадлежащих одному виду, чётких различий по внешним признакам, половым органам, телосложению, окраске (у животных и птиц), психофизиологическим и поведенческим особенностям, возникающим в процессе индивидуального развития организма и делающим их более приспособленными к выполнению специфических половых функций. Может затрагивать многие морфологические признаки, адаптивные для одного и бесполезные, или даже вредные для другого пола\*. Считается, что гены, управляющие половым диморфизмом\*\*, появились раньше, чем сформировались половые хромосомы (см. **Хромосомы половые**). Половой диморфизм присущ многим растениям, беспозвоночным (насекомым), а также животным, включая приматов и человека, т. е. видам, размножающимся половым путём. Так, например, у конопли и у дрозофилы мужская и женская особи имеют чёткие внешние различия. Самки дрозофилы значительно крупнее, чем самцы и на брюшке несут пять, а не три, как у самцов, чёрных полос. У самцов на передней ножке присутствует гребневидный вырост из щетинок, а у самок его нет. У крупных форм животных всегда крупнее самцы, а у мелких, напротив, – самки (см. **Пол (Sex)**). У животных половой диморфизм выражен тем больше, чем сильнее различаются вклады обоих полов в воспитание и уход за потомством. Диморфизм напрямую связан также с моно- и полигамией; чем “моногамнее” вид, тем меньше различий, и, наоборот, при полигамии степень диморфизма возрастает. У гаремных видов приматов матёрые

самцы значительно крупнее самок и молодых половозрелых самцов; к тому же они отличаются и по окраске. Так у современных приматов с гаремным типом семейных отношений, например, у павианов и горилл, самки, достигнув половой зрелости, больше не растут, тогда как самцы продолжают расти и матереть ещё долго\*\*\*. Поэтому молодые самцы почти не имеют шансов в конкурентной борьбе за самок. Самый большой разброс половых различий характерен для некоторых мелких насекомых, когда самец представляет собой карлика, лишённого крыльев, глаз и других органов чувств, ротового отверстия и кишечника, а также многого другого, что нам кажется абсолютно необходимым. Весь смысл его существования направлен только на образование половых клеток и оплодотворение самки. Синоним – *половая дифференциация* (половой диморфизм).

У человека существуют явные генетические и биологические различия между полами, проявляющиеся в анатомических особенностях, в физиологии, подверженности тем или иным заболеваниям, а также в поведении. И эти различия проявляются уже во внутриутробный период развития\*\*\*\*. Геномные исследования показали, что геномы двух случайно выбранных мужчин или женщин идентичны по нуклеотидным последовательностям на 99,9 % (различие составляет ~3 млн. п. н.). В то же время, если сравнивать мужчину и женщину, то различие составляет уже 2%, поскольку X-хромосома содержит 3 % всей ДНК, а Y-хромосома только 1 % ( $XX6\% - XY4\% = 2\%$ ). Отсюда следует, что у женщин в XX-наборе половых хромосом в полтора раза больше генов, чем в XY-наборе у мужчин. Однако, случайная инактивация X-хромосомы приводит к тому, что у женщин, напротив, оказывается меньше экспрессирующихся генов, чем у мужчин (см. **Тельце Барра**, **“Барабанные палочки”**, **Гинандроморфы**).

\*Представьте себе самок, отращивающих ветвистые рога, за счёт кальция, которого будет не хватать для продукции молока, или тратящих силы в турнирных схватках, вместо того, что заботиться о потомстве.

\*\*Эти гены называют *антагонистическими половыми генами*.

\*\*\*Матёрый самец гориллы предельно выпукло демонстрирует признаки мужественности и силы; звериный тупой взгляд, горбатую серебристую спину, блинообразные щёки, складки чёрной кожи на груди, ухающие звуки и энергичные похлопывания себя по груди огромными размашистыми руками. Также угрюмы и агрессивны взрослые самцы шимпанзе. Всего этого нет у довольно симпатичных самок с почти человеческим обликом (см. **Феминизация**).

\*\*\*\*Так девочки рождаются на неделю раньше; при этом зрелость их костного скелета на месяц старше, чем у мальчиков. Половая зрелость у девочек наступает раньше на два года, а рост заканчивается на три года раньше, чем у мальчиков. Хватательный рефлекс сильнее выражен у девочек и проявляется преимущественно слева, хотя большинство плодов (до 92 %) сосут палец правой руки.

**Динактиновый комплекс.** От названия белков *динеин* и *актин*. Белковый комплекс, осуществляющий связь белка-моторчика *динеина* с переносимой им мембранной везикулой (карго). Состоит из семи полипептидов, включая филамент, образованный глобулярным белком *Arg1\**, связанным со *спектрином*, в свою очередь, ассоциированным с везикулярной мембраной через белки *анкирины*. Другие компоненты динактинового комплекса непосредственно взаимодействуют с *динеином* и *микротрубочкой*, играющей роль своеобразной однорельсовой дороги.

\*Белок по своей структуре близкий к актину (откуда и возникло название комплекса). В свою очередь *спектрины* связываются с везикулярной мембраной через белки *анкирины*.

**Динамины.** От греч. *dynamis* – *сила, мощь* и *protein* – *белок*. Белки цитозоля, обладающие ГТФазной активностью и участвующие в отделении от плазматической мембраны клатриновых везикул (пиносом, эндосом). Обладают способностью *полимеризоваться* вокруг шейки отделяющегося пиноцитозного пузырька (пиносомы) (стягивают, как удавка, шейку пузырька), после чего пузырёк отделяется и освобождает клатрины (см. **Клатрин**, **Трискелион**). Считается также, что динамины могут нуклеировать сборку актиновых филаментов, обеспечивающих продвижение везикул.

**Динамические мутации.** Прогрессирующие изменения генетического материала, происходящее при его передаче из поколения в поколение. Этот вид мутаций обусловлен изменением числа тринуклеотидных повторов в ответственном гене (чаще происходит *экспансия* – увеличение числа коротких тандемных повторов\*). Причиной возникновения таких изменений является “пробуксовка” (проскальзывание) ДНК-полимеразы в процессе репликации\*\*. Динамические мутации повторов – причина некоторых наследственных психических заболеваний и заболеваний нервной системы, таких как атаксия Фридерайха, синдром ломкой X-хромосомы, миотоническая дистрофия Россолимо-Куршмана-Штейннерта-Баттена и хорей Гентингтона (см. **Антиципация**, **Миотоническая дистрофия**, **Хорей Гентингтона**, **Экспансия тринуклеотидных повторов**).

\*STR – *short tandem repeats*.

\*\*В определённых условиях репликации последние несколько нуклеотидов синтезируемой цепи ДНК могут отделиться от матричной цепи (временное “неспаривание”, возникающее из-за разрыва водородных связей и расхождения цепей) с последующим некорректным спариванием нуклеотидов в другом участке, приводящем к образованию не помещившейся в двойную цепь петли (“выпетливание”). В последующем ДНК-полимераза продолжает свою работу с другой точки на матрице, которую она уже проходила. Чаще такое явление происходит в тандемных повторах нуклеотидов, в микро- и минисателлитах, что обычно приводит к увеличению числа таких повторов. Описан

и другой, немного отличающийся механизм увеличения тринуклеотидных повторов (см. **Ожидаемая репликация**).

**Динеины.** От греч. *dynamis* (*dyne*) – *сила, мощь* и **protein** – *белок*. Особые белки, находящиеся в цитозоле почти всех типов клеток и обладающие, подобно миозину, АТФазной активностью. Представляют собой молекулярные двигатели (“моторчики”), способные перемещаться к отрицательному (минус) концу микротрубочек, т. е. по направлению к *центросоме* (в противоположность *кинезинам*). Большие “белки-моторчики”, входят также в состав мерцательных ресничек, жгутиков и хвостиков сперматозоидов\* (динеин выступает в виде своеобразных “ручек” на протофиламентах). Динеины образуют тубулин-динеиновый хемо-механический преобразователь. Обеспечивают скольжение пар (дуплетов) протофиламентов относительно друг друга, что вызывает волнообразные изгибы этих органов локомоции (см. **Микротрубочки, Нексин, Протофиламенты, Кинезины**).

\*У дрозофилы гены, кодирующие тяжёлые цепи белка динеина, необходимого для движения хвостика сперматозоида, локализуются в полностью гетерохроматиновой Y-хромосоме. Они относятся к генам так называемых *факторов фертильности самцов* и активны только у самцов в сперматоцитах первого порядка.

**Динорфин.** От греч. *dynamis* (*dyne*) – *сила, мощь*, *morphium* – *морфин*\* и **protein** – *белок*. Белок, образующийся в нейронах ЦНС, к примеру, в нейронах прилежащего ядра (*nucleus accumbens\*\**), чувствительного к дофамину. При приёме наркотиков, динорфин угнетает освобождение дофамина из синаптических терминалей аксонов, принадлежащих нейронам вентральной области покрышки (ВОП) – основного звена мозговой “системы вознаграждения”, тем самым подавляет её активность и усиливает потребность в наркотиках.

\*Производное опиума. Название образовано от имени древнегреческого бога сна Морфея с крыльями бабочки.

\*\*От лат. *assumbo* – *возлежать, ложиться рядом*.

**Диплеурула.** От греч. *di* – *два, двойной, дважды* и *pleurula* – *бочёк* < *pleura* – *сторона, бок*. Пелагическая личинка иглокожих (морских звёзд) и кишечнодышащих, имеющая двустороннюю симметрию. Развитие *диплеурулы* у иглокожих приводит к формированию следующих личиночных стадий: у морских звёзд – *брахиолярий*; у морских ежей – *эхиноплутеусов*; у офиур – *офиоплутеусов* и у голотурий – *долиолярий*. Наконец, у кишечнодышащих – *торнарий* (см. **Плутеус, Бипиннария, Брахиолярия, Долиолярия, Торнария, Офиоплутеус, Эхиноплутеус**).

**Диплоидный.** От греч. *di* (*diplous*) – *два, двойной* и *ploid* – *образ* (набор хромосом). Двойной набор хромосом, характерный для соматических клеток, а также для диплоидной фазы онтогенеза живых организмов. Обозначается как  $2n$ . В диплоидной клетке (диплоидном организме) каждый ген представлен дважды. Если в обеих гомологичных хромосомах это один и тот же аллель, то организм называют

*гомозиготным*, а если это разные аллели – *гетерозиготным*. Синоним (англ.) – *zygoid*.

**Диплонема.** От греч. *diploous* – *двойной* и *пета* – *пряжа, двойная нить*. Стадия профазы мейоза I, следующая за пахиномой (пахитеной), когда происходит отталкивание гомологичных хромосом. Процесс начинается в области центромеры и распространяется к концам хромосом. На этой стадии особенно хорошо видна спаренность хромосом (*биваленты*, состоящие из двух хромосом, а каждая из них – из двух хроматид – *диад*). Поэтому *бивалент* называют *тетрадой*. В овогенезе после стадии диплонемены наступает длительная пауза, связанная с интенсивным ростом овоцита. В это время образуются хромосомы типа *ламповых щёток*. Синоним – *диплотена*.

**Диплосома.** От греч. *diploous* – *двойной* и *soma* – *тело*. Дуплет (пара) центриолей. В диплосоме центриоли (их оси) располагаются под прямым углом друг к другу. Из них различают “материнскую” и “дочернюю” центриоли.

**Диплоэ.** От греч. *diploë* (*diploous*) – *двойной, удвоенный*. Губчатое вещество кости, лежащее между двумя пластинками компактного (плотного) вещества кости в плоских костях, например, костях черепа.

**Дисбактериоз\***. От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* (сообщает понятию отрицательный или противоположный смысл), *bacteria* и *-osis* – *состояние*. Качественное изменение состава микробиома кишечника, приводящее к нарушению его функционирования, вплоть до воспалительного поражения стенок кишечника.

\*Этот термин используется только в России (как клинический диагноз, дисбактериоз нигде в мире не ставится).

**Дисгевзия.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *geusis* – *вкус* (англ. *a taste*). Нарушение вкусовых ощущений, извращение вкуса.

**Дисгенезия.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *genesis* – *происхождение (генерация)*. Общее название нарушений (неправильной внутриутробной закладки тканей), возникающих в процессе эмбриогенеза организма. В результате эмбриональные структуры могут оказаться в несвойственном им месте; при этом персистирующие эмбриональные клетки во взрослом организме могут находиться годами в “дремлющем” состоянии. Например, известно, что закладка аденогипофиза связана с формированием выроста первичной ротовой полости, так называемого *кармана Ратке*. В процессе эмбриогенеза вырост перемещается в область турецкого седла, в результате эмбриональные клетки нередко остаются на пути продвижения, и во взрослом состоянии организма могут дать начало опухоли. Хирурги и патологоанатомы иногда обнаруживают в надпочечниках коллоидную ткань щитовидной железы, а на месте яичников – сальные железы, закладки зубов и волосы. Результатом неправильной внутриутробной закладки нервной ткани являются и родинки (см. **Невус, Стволовые опухолевые (раковые) клетки**). Синоним – *дисэмбриогенез* (дизэмбриогенез).

**Дисиммунные фаги\***. От греч. *dys* – *нарушение, утрата* и *immunitas* – *освобождённость (иммунитет)*. Фаги-мутанты, самостоятельно преодолевающие иммунитет бактериальной клетки, существующий к исходному умеренному фагу (см. **Умеренные фаги**).

\*Название дано итальянским вирусологом Бертани (Bertani G., 1958).

**Дискерин**. От греч. *dys* – *нарушение, расстройство, кератоз* и *protein* – *белок*. Второе название – белок, связанный с РНК-теломеразой (ТЕР-1). Кодирован геном DKC1 (Dyskeratosis congenita 1), мутации в котором приводят к врождённому заболеванию из группы *теломерных синдромов человека*. Врождённый (семейный) дискератоз – очень редкое генетическое заболевание, характеризующееся необратимыми дисфункциями костного мозга и лёгких (пневмофиброз), а также повышенным риском возникновения опухолевых заболеваний. Начинается с появления на коже тёмных пятен, а на слизистой рта – пятен белого цвета, ломкости и хрупкости ногтей, с последующим отказом различных внутренних органов (см. **Кератоз, Теломераза, Теломерные синдромы**).

**Диски**. Плотные участки политенных хромосом (участки конденсированного хроматина), содержащие большое количество ДНК и обладающие способностью связывать (задерживать) при определённых условиях обработки специальные красители. Образуются за счёт латерального расположения хромомер множества одинаковых интерфазных хромосом. Диски отличаются друг от друга по толщине и разделены междисковыми пространствами, состоящими из фибрилл менее плотного хроматина. Деконденсация (разрыхление) диска приводит к образованию *пуфа*. У дрозофилы в политенных хромосомах обнаружено около 5 тысяч дисков, а у хирономид – до 2,5 тысяч.

**Дискинезия**. От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *kinesis* – *движение*. Расстройство координации движений (двигательных актов).

**Дисклимакс**. От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *klimax* – *восхождение, ступень, градация* (лестница). Последняя стадия развития среды, климаксное сообщество которой было уничтожено естественными или искусственными факторами и которая закончилась климаксом, отличным от обычно наблюдаемого.

**Дискоидин**. От греч. *discos* – *плоский круг*, *eidos* – *сходство* и *protein* – *белок*. Поверхностный (мембранный) адгезивный белок, отвечающий за агрегацию (*self assembly*) свободно плавающих амёбных клеток у слизевика *Dictyostelium discoideum* (см. **Миксамёбы**). Белок взаимодействует со специфическими рецепторами на поверхности соседних клеток и позволяет им собираться в многоклеточную коническую структуру, наподобие “башни” с разлапчатым основанием. Позднее такая масса превращается в червеобразный слизевик, осуществляющий медленную миграцию (2 мм/ч). После созревания слизевик формирует плодовое тело\* в виде круглого гладкого спорангия, который поднимается на тонкой ножке, поддерживаемой опорным диском, откуда и произошло название (см. **Миксомицеты, Плазмодий**).

\*Созревшее плодовое тело слизевика – это пример простейшей клеточной дифференцировки, поскольку состоит из спор, клеток ножки и клеток опорного диска (см. **Дифференцировка**).

**Дискордантность.** От греч. dys – *нарушение, расстройство* и лат. concordare – *согласоваться, гармонизировать* (concordo – *нахожусь в согласии*). Буквально, рассогласованность. Проявление у однояйцевых близнецов несходства по анализируемым признакам, включая болезни. Хорошо известно, что ряд заболеваний, имеющих генетическую компоненту\*, возникают у гомозитных близнецов с разной вероятностью, несмотря на полную идентичность их ДНК (см. **Импринтинг генов (половой), Эпигенез, Эпимутации**).

\*Шизофрения, маниакально-депрессивный психоз, диабет I-типа, синдромы Беквита-Видемана, Прадера-Вилли, Эйнджелмена.

**Дислексия.** От греч. dys – *нарушение, расстройство* и lexis – *слово*. Снижение способности к чтению. У людей с нарушениями чтения, при чтении “про себя”, по сравнению с нормальными людьми снижена активность одной из областей мозга, которая связывает зоны распознавания образов и зрительных ассоциаций с вербальными центрами. Вместо этого у дислексиков включается речевой центр – зона Брока. У других людей она работает лишь во время чтения вслух. Синоним – *легалстения*.

**Дисморфизм.** От греч. dys – *нарушение, расстройство* и morphe – *форма*. Отклонение от нормальной формы органа, анатомической структуры. Синоним – *дисморфоз*.

**Дисморфные болезни (dysmorphic disorder).** От греч. dys – *нарушение, расстройство* и morphe – *форма*. Психические расстройства, при которых пациент стремится улучшить свою внешность и (или) здоровье исправлением или удалением нормальной части тела.

**Дисомия.** От греч. di – *два* и soma – *тело* (хромосома). Хромосомная аномалия, при которой, например, в генотипе у мужчины наблюдаются две Y-хромосомы (см. **Синдром Жакоб**). *Дисомия* может быть *однородительская*, когда при численно нормальном хромосомном наборе, составленном из гаплоидных наборов отца и матери, одна пара имеет отцовское или материнское происхождение. Существуют два типа однородительской дисомии – *изодисомия* и *гетеродисомия*.

**Диспарлур.** От греч. dys – *нарушение, затруднение* и англ. parlour – *гостиная, приёмная*. Естественный эпигон самок непарного шелкопряда (цис-7,8-эпокси-2-метил-октадекан). Одна самка вырабатывает около 0,1 мкг и этого количества феромона достаточно, чтобы привлечь около миллиона самцов (см. **Феромоны, Эпагоны**).

**Диспергированные повторы.** От лат. dispergo – *рассеиваю*. Повторы последовательностей ДНК, чаще короткие (минисателлиты), рассеянные (распределённые) по всему геному. Представляют собой мобильные генетические элементы (МГЭ). Синоним – *рассеянные повторы*.

**Дисперсионный.** От лат. *dispersus* – *рассеянный*. Содержащий частицы раздробленного вещества, состоящие из многих молекул (частицы, которые можно выделить фильтрованием).

**Дисплазия.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *plasia* – *рыхлый, взрыхлённый* (*plasis* – *образование*). 1. В общем смысле нарушение развития. 2. Ненормальное развитие какой-либо ткани, вследствие избыточной пролиферации и клеточной дезорганизации, характерных для развития большинства форм опухолей. Другими словами, ткань, состоящая из изменённых клеток (чаще речь идёт об эпителиальных клетках). Дисплазия приводит первоначально к образованию доброкачественной опухоли.

**Диспепсия.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *pepsis* – *пищеварение* (англ. *digestion, dyspepsia*). Общий термин для обозначения нарушений желудочного пищеварения (в быту, *расстройство желудка, расстройство пищеварения*), которые часто ассоциируются с замедленным опорожнением желудка, желудочно-пищеводным рефлюксом и эзофагитом. Например, *хроническая диспепсия*.

**Диспноэ.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *pnoia* – *дыхание*. Общий термин для обозначения расстройства дыхания.

**Диссеминация.** От лат. *disseminatio* – *рассеяние* (*disseminatus* – *распространённый, рассеянный*). 1. Широкое распространение по всему организму, ткани, органу возбудителя болезни из первичного очага поражения по кровеносной или лимфатической системе, а также серозным оболочкам, что характерно, например, для сепсиса. Термин также используется для обозначения массивного распространения по всему организму сосудистых тромбов при синдроме *диссеминированного внутрисосудистого свёртывания*. 2. Распространение конъюгативных плазмид среди бактерий многих видов или родов.

**Диссепимент.** От лат. *dissepio* (*dissaepio*) – *разгораживать, отделять* и *mento* – *с той целью*. Перегородка (септа), разгораживающая сегменты тела у кольчатых.

**Диссимиляция.** От лат. *dissimulatio* – *расподобление* < *dissimilis* – *непохожий, несходный* < *dissimulo* – *делать непохожим, представлять в ином виде*. Процесс распада сложных органических соединений в организме, сопровождающийся выделением энергии и образованием веществ–макроэргов (АТФ). *Диссимиляция* противоположна по результатам процессу *ассимиляции*. Синоним – *катаболизм*.

**Дистальный.** От лат. *distare* – *отстоять* (быть в стороне). Удалённый от срединной линии тела или отстоящий дальше (например, от какого-либо органа) (см. **Проксимальный**).

**Дистония.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *tonia* – *напряжение*. 1. Патологическое изменение тонуса в какой-либо ткани или в органе (чаще тонуса мышц). 2. Неконтролируемые движения частей тела, вызванные произвольными сокращениями мышц.

**Дистопия.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *topos* – *место*.  
1. Различное расположение органа. 2. Смещённое расположение органа или его части. Дистопия возникает в результате неправильного развития. Примером может служить *дистопия* зубов в зубном ряду; чаще касается “зубов мудрости”, или *дистопия* почек\*. Синоним – *эктопия* (см. **Эктопический**).

\*Расположение одной или обеих почек ниже, чем обычно, иначе, *птоз* почек, или их опущение.

**Дистрофин.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство*, *trophe* – *питание* и *protein* – *белок*. Очень крупный, долгоживущий сарколеммный белок мышечных волокон (М.м. 427 kDa), обладающий актин-связывающим доменом *кальпонинового* типа и присутствующий в кортикальной сети мышечных волокон. Белок, формируя пружиноподобные пучки, играет роль своеобразного демпферного амортизатора (снижает физическое напряжение в саркомере) в работающих мышечных волокнах поперечно-полосатой мускулатуры. Одноимённый ген, кодирующий белок дистрофин, расположен в X-хромосоме. Он имеет очень большие размеры (2,4 Мб) и содержит 78 экзонов, что говорит о невероятно сложном процессинге этого гена и высокой вероятности возникновения в нём мутаций, влияющих, в том числе, и на сплайсинг. Мутации в гене *дистрофина* приводят к развитию ряда орфанных патологий, проявляющихся тяжёлыми поражениями мышц, включая сердце и диафрагму (см. **Миодистрофия Дюшенна, Миодистрофия Беккера**).

**Дистрофия.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство*, *trophe* – *питание* и *-ia* – *условия*. 1. Изменение состава клеток, тканей и органов, связанное с нарушениями обмена веществ в организме. 2. Недостаточное (несбалансированное) питание, приводящее к истощению (см. **Атрофия, Кахексия**). Синонимы – *гипобиоз, дегенерация, дисбиотрофия*.

**Дисэмбриогенез.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство*, *embryon* – *зародыш* и *genesis* – *рождение*. Отклонения в эмбриональном развитии, в результате которых формируются неправильные закладки эмбриональных тканей и во взрослом организме они оказываются в ненадлежащем месте. Впоследствии такие эмбриональные ткани (клетки) могут приводить к неоплазии (см. **Дисгенезия, Неоплазия**).

**Дисфункция.** От греч. *dys* – *нарушение, расстройство* и *функция*. Нарушение функции, функциональное отклонение (аномалия) в деятельности органа.

**Дифтаמיד.** Уникальная аминокислота, модифицированный гистидин, встречающаяся в составе эукариотического фактора элонгации трансляции eEF-2. Отвечает за специфический! процесс АДФ-рибозилирования фактора eEF-2 *дифтерийным* экзотоксином, продуцируемым *Corynebacterium diphtheriae*. Дифтерийный токсин, проникая в клетки, подавляет в них биосинтез белка и вызывает, тем самым, их гибель (см. **Коринебактерии, Дифтерийный токсин**).

**Дифтерийный токсин.** Двусубъединичный токсичный белок (экзотоксин) с ферментативной активностью, продуцируемый грамположительной дифтерийной палочкой (*Corynebacterium diphtheriae*)\*. В эукариотических клетках (млекопитающие) дифтерийный токсин связывается с фактором элонгации eEF-2 – GTP-зависимой “транслоказой” (аналогом прокариотического фактора EF-G) и инактивирует его по механизму *АДФ-рибозилирования*. При участии никотинамидадениндинуклеотида (НАД), как источника АДФ-рибозы, токсин (точнее, его рибозилирующий *фрагмент А\*\** с М. м. 22 kDa) переносит на eEF-2-фактор аденозиндифосфорил (АДФР), в результате чего конъюгат eEF-2-АДФР становится функционально неактивным и биосинтез белка в клетке останавливается. Фрагмент (субъединица) *В\*\*\** (40 kDa) отвечает за транспорт токсина внутрь клетки. Действие дифтерийного токсина очень эффективно. Достаточно всего одной молекулы токсина, чтобы в течение нескольких часов убить клетку (см. **Дифтаמיד, Дифтерия**).

Следует отметить, что организм мыши устойчив к дифтерийному токсину из-за неспособности токсина проникать через плазматическую мембрану клеток мыши.

\*Токсин кодируется ДНК лизогенного бактериофага.

\*\*Активирующая субъединица, обладает токсичностью.

\*\*\*Связывающая субъединица; отвечает за связывание токсина с мембраной клетки и его проникновение внутрь клетки.

**Дифтерия.** От греч. diphtherion – *кожища, плёнка*. Острое инфекционное заболевание, протекающее с преимущественным поражением зева, сильной общей интоксикацией и развитием миокардита\*. Вызывается дифтерийной палочкой *Corynebacterium diphtheriae*, вырабатывающей дифтерийный экзотоксин, который вызывает гибель клеток, что и приводит образованию в зеве (глотке) и трахее фиброзного экссудата в виде *псевдомембран* (толстых серых липких плёнок). Дифференциальный диагноз, позволяющий отличить дифтерию от ангины, ставится имеено на основании наличия слизистой плёнки в зеве, вызывающей у детей асфиксию, в результате чего иногда для спасения жизни больного ребёнка прибегают к трахеотомии (см. **Коринебактерии, Дифтаמיד, Дифтерийный токсин**). Основным методом лечения – немедленное введение антитоксина (готовят из сыворотки лошадей).

\*Народное название заболевания в прошлом – “глотошная”.

**Дифференцировка.** От лат. differentia (англ. difference) – *различие, разница*. Биологический процесс специализации клеток, приводящий к появлению у них стойких дефинитивных фенотипических изменений, отражающих их специфические функции в организме\* (образно, в желудке не растут волосы, а кожа не вырабатывает ферменты!). Другими словами, дифференцировка отражает не только специализацию функций (гетеросинтетическую активность)\*\*\*, но и структурно-морфологические

преобразования клеток, приводящие к совершенствованию их взаимоотношений. Дифференцировка происходит как в развивающихся (эмбрион), так и в зрелых тканях взрослого организма. В результате дифференцировки появляется необходимое разнообразие клеток, обеспечивающее высокую эффективность многоклеточных организмов за счёт “разделения труда” между клетками и тканями. Дифференцировка определённого типа зависит главным образом от специфического набора генных продуктов в клетке (cito- и тканеспецифических белков). По определению Марио Терци (1977 г.), дифференцировка – “это всего лишь ещё один из терминов для обозначения специфических схем синтеза”. Так, например, в эритроцитах присутствует гемоглобин, а в кератиноцитах кожного эпителия – защитный белок кератин. Сама же специфичность синтезов зависит от набора экспрессирующихся генов. А вот набор экспрессирующихся генов определяется информацией, записанной “над” последовательностью ДНК генома, т. е. на *эпигенетическом уровне* (см. **Эпигенетика**). В то же время, дифференцировка – это не только, когда разные клетки “читают” разные гены, но и когда с одним и тем же геном они обращаются по-разному, вырабатывая именно те формы белков, в которых нуждаются в данный момент (см. **Сплайсинг альтернативный**). В дифференцированных тканях абсолютное большинство генов “молчит”. Так, например, в клетках печени “работают” всего около 5 % генов\*\*\*, а максимальная активность генов характерна только для головного мозга, где экспрессируется примерно 15 % генов. Последние данные говорят о том, что на головной мозг “работает” ~ 80 % генома (данные получены для мозга мыши!). Различают *нетерминальную* (характеризующуюся *глубоким, неактивным* или *установившимся* состоянием пролиферативного покоя) и *терминальную* дифференцировку, при которой клетки необратимо утрачивают способность к пролиферации (см. **Постмитотические клетки**). Поэтому дифференцировка предполагает, что в дальнейшем последует старение клетки и её гибель\*\*\*\*. Синонимы – *дифференциация, специализация*.

Следует отметить, что регуляция экспрессии генов в специализированных клетках человека связана с формированием сложной трёхмерной укладки хроматина в ядрах (образованием взаимодействующих петель между различными участками генома) и сложной сети взаимодействующих регуляторных образований (узлов), в которые собираются разнообразные регуляторные белки и некодирующие РНК (см. **Промоторы, Эхансеры, Инсуляторы**). Благодаря результатам проекта ENCODE выяснилось, что гены, кодирующие белки, гораздо чаще экспрессируются во всех изученных типах клеток, чем области, кодирующие регуляторные РНК. Другими словами, паттерны некодирующих белки регуляторных РНК, более специализированы в дифференцированных клетках, чем наборы присутствующих в них белков (см. **Проект ENCODE**, в: <http://www.ature.com/encode>).

\*Термин “дифференцировка” не поддаётся строгому определению, но под ним следует понимать *специализацию* клеток в многоклеточных организмах, достигших определённого размера.

\*\*К категории таких активностей относятся процессы всасывания, выделения, сокращения, защиты организма, передачи возбуждения и т. д., а дифференцировка – это процесс созревания клетки для выполнения необходимых функций.

\*\*\*Ядро любой клетки содержит полный набор генов. Но кожа не вырабатывает пищеварительные ферменты, а в желудке нет потовых желёз. Молекулярные генетики шутят, что основная задача генов – “молчать в тряпочку”, в противном случае возникают тяжелейшие генетические нарушения.

\*\*\*\*Следует отметить, что раковые клетки, в отличие от нормальных клеток, утрачивают способность к созреванию и остаются молодыми, т. е. всегда готовыми к делению.

**Дифференцировка индуцированная.** Дифференцировка клеток, вызванная воздействиями на них определённых биологических или химических факторов (индукторов дифференцировки)\*.

\*От лат. *inductor* – *возбудитель*. Индукторами дифференцировки называют вещества, стимулирующие дифференцировку стволовых или клеток-предшественников в определённом направлении.

**Дифференцировка летальная.** От лат. *letalis* – *смертельный*\*. Дифференцировка, заканчивающаяся запрограммированной гибелью клеток. Гибель клеток постоянно происходит в различных частях организма, а в зародыше является неотъемлемой чертой эмбрионального морфогенеза. Для того чтобы произошло разделение частей тела или органов, образование полостей, протоков и отверстий в плотных структурах, необходима гибель и разрушение клеток в определённых местах. Например, отделение губ от дёсен, образование век и разделение пальцев осуществляется путём запрограммированной гибели определённых слоёв клеток. Нарушение этого процесса приводит к врождённым дефектам, в частности, к *синдактилии* (см. **Синдактилия**). Во взрослом организме многие секреторные клетки погибают при отделении секрета (*морфонекротический тип секреции*). Процесс дифференцировки клеток эпидермиса заканчивается образованием отмирающих и слущивающихся кератиноцитов, также как и образование волос связано с гибелью клеток. Формирование мужского пола в процессе эмбрионального развития сопровождается регрессией мюллерова протока, из клеток которого у женского эмбриона происходит закладка матки, фаллопиевых труб и верхней трети влагалища (нижняя треть влагалища и наружные половые органы закладываются из ткани уrogenитального синуса). Наконец, стареющие эритроциты погибают и утилизируются клетками ретикуло-эндотелиальной системы. Летальная дифференцировка характерна для процесса регрессии личиночных органов при метаморфозе

у насекомых, а также для редукции хвоста у головастиков бесхвостых амфибий, вызванной тироксином.

С другой стороны выживание клеток, которые должны погибнуть в процессе морфогенеза, может привести к образованию эмбриональных опухолей, таких как медуллобластома млекопитающих, симпатические нейробластомы, ретинобластомы, нефробластомы, гепатобластомы и эмбриональные саркомы.

\*От греч. *Lēthē* – буквально, *забвение*. *Лета* – название мифологической реки вечности, реки забвения в представлениях древних греков, протекающей в подземном царстве мёртвых.

**Дифференцировка спонтанная.** Дифференцировка стволовых клеток, происходящая в отсутствие внешних индуцирующих факторов (индукторов дифференцировки).

**Дифференцированные клетки.** Специализированные клетки взрослого организма, которые в результате экспрессии определённых паттернов генов, обладают специфическими функциональными свойствами (см. **Дифференцировка**). Эти клетки никогда не переходят на более низкий уровень дифференцировки, т. е. не “понижаются в ранге”, кроме случаев опухолевой трансформации, когда опухолевые клетки приобретают черты эмбриональных стволовых (недифференцированных) клеток. В большинстве случаев дифференцированные клетки переходят в постмитотическое состояние, утрачивая способность к делению. Во многих дифференцированных клетках, не способных к делению, хроматин никогда не конденсируется в хромосомы и они не проходят стадию митоза. Такие клетки называют также постмитотическими (см. **Постмитотические клетки**). Процесс дифференциации клеток раньше называли термином *цитоморфоз* (устар.).

**Диффузный.** От лат. *diffusio* – *распространение, растекание*. Разлитой, распространённый (в отличие от локального). Например, *диффузный зоб*.

**Дихазий.** От греч. *dichazo* – *делю надвое* (развилка). Цимойдные соцветия с двумя осями ветвления (на каждой оси имеется по две оси следующего порядка), как, например, у гвоздики. Синоним – *развилка*.

**Дихогамия.** От греч. *dichazo* – *делю надвое* и *gamos* – *брак*. 1. В ботанике, явление одновременного развития тычинок и рыльца в одном цветке. В зависимости от того, какие структуры цветка созревает раньше, выделяют *протандрию* и *протогинию*. Дихогамия препятствует самоопылению двуполых цветков. 2. В зоологии, дихогамия известна для рыб-клоунов, находящихся в своеобразном симбиозе с анемонами. Пока рыбы испытывают стресс, и у них в крови поддерживается высокий уровень кортизола, они самцы, а при снижении уровня стресса – самки.

**Дихромазия.** От греч. *di* – *два, дважды* и *chroma* – *цвет*. Нарушение цветового зрения при отсутствии чувствительных элементов (рецепторов) для восприятия какого-либо участка спектра (см. **Трихроматия, Протанопия, Дейтеранопия, Тританопия**).

**Дихронизм.** От греч. *di* – *два, дважды* и греч. *chronos* – *время*. Представление о последовательной эволюции полов, в соответствии с которым новые признаки сначала возникают у самцов, играющих роль пилотного, или пробного пола, и только затем, через несколько поколений, их получают самки, и то, если признаки селективно выгодные\*. Такое разделение полов позволяет проверять все новые гены, в том числе и влияющие на сугубо женские признаки, в мужском геноме, прежде, чем они попадут в женский геном, играющий роль хранителя признаков. Отсюда женский пол – консервативный, или базовый пол. В результате эволюция становится более “безопасной” для видов, размножающихся половым путём. *Дихронизм* обусловлен разной *нормой реакции* полов: у женского пола она по всем признакам шире, чем у мужского. Поэтому женский пол тормозит эволюцию, а мужской пол её ускоряет, в результате чего в геноме женщин (самок) представлены ранние версии генов, а в геноме мужчин (самцов) – поздние. В свете представлений о дихронизме половые гормоны играют роль эволюционно направленных гормонов (см. **Андрогены, Эстрогены**).

\*Представление рассматривается в гипотезе *дихронной эволюции*, предложенной в 1967 г. Вигеном Артаваздовичем Геодакяном, согласно которой всё эволюционно новое потомки (детёныши, дети) получают от самца (отца), а эволюционно старое, проверенное от самки (матери).

**Ди-частицы.** Аббревиатура от понятия “*дефектные интерферирующие вирусы*”. Представляют собой субгеномные делеционные мутанты, потерявшие существенный участок генома исходного родительского вируса. Величина делеции может очень сильно варьировать от незначительной потери до утраты 90 % генома. В результате Ди-частицы становятся зависимыми от родственного (гомологичного) *вируса-помощника* (хелпера), одновременно заражающего клетку, и без него они не способны к репликации. Размножаясь за счёт вируса-помощника, дефектные вирусы специфически интерферируют с ним (см. **Интерференция**). Синоним – *Ди-вирусы*.

**Дицентрик (дицентрическая хромосома).** От греч. *di* – *два, дважды* и *kentron* (лат. *centrum*) – *центр, средоточие*. Хромосома, содержащая две центромеры. Образуется в результате объединения двух хромосомных фрагментов, несущих по одной центромере. Отличается нестабильностью и в процессе митоза может быть разорвана.

**Дихорионные близнецы.** От греч. *di* – *два, дважды* и *chorion* – *наружная оболочка зародышей* (участвует в формировании плаценты) и отходит при родах в виде последа. Монозиготные близнецы, имеющие каждый свой хорион. Примерно 30 % монозиготных близнецов относятся к дихорионным.

**Диэнцефалон.** От греч. *di* – *два* и *en-kephalon* – *в голове* (головной мозг). Промежуточный мозг. Состоит из гипоталамуса, таламуса, а также включает заднюю часть гипофиза. Синоним – *диэнцефальная область головного мозга*.

**Длинные интергенные некодирующие РНК.** От англ. long intergenic non-coding RNAs (linc RNAs). Обширный класс некодирующих белки РНК, самые крупные из которых могут насчитывать сотни тысяч оснований. По разным оценкам в геноме человека содержится до несколько десятков тысяч отдельных классов linc RNAs. Они очень сильно отличаются у организмов разных видов. Так, менее 6 % молекул одного из классов linc RNAs, обнаруженных у аквариумной рыбки данио, аналогичны определённым последовательностям РНК у мышей и человека.

**ДНК.** Сокращённое название молекулы *дезоксирибонуклеиновой кислоты*. В биологических системах ДНК – молекула с самым высоким иерархическим статусом, находящаяся на уровне “верховного жреца” – научный символ XX (да и XXI!) века. ДНК – это высокополимерная (полинуклеотидная) неразветвлённая молекула\*, хранящая, реализующая и передающая генетическую информацию. ДНК состоит из двух разнонаправленных сахарофосфатных цепей, образованных остатками нуклеотидов, соединённых 5'-3' диэфирной связью, а сами цепи попарно сцеплены друг с другом водородными связями в соответствии со строгими правилами комплементарности, входящих в их состав азотистых оснований, в результате чего и образуется структура, называемая *двойной спиралью\*\**. Такая структура ДНК позволяет легко ответить на вопрос о способе её воспроизведения. Молекулу ДНК можно рассматривать как очень длинный цилиндр с глубоко врезанными в него двумя винтовыми ходами (бороздами), в которых могут располагаться различные соединения и регуляторные белки, взаимодействующие с ДНК без образования химических связей. Напоминается образное сравнение ДНК с эстафетной палочкой, которая передаётся от предков, обеспечивая преемственность биологических свойств в ряду поколений. Различают линейные молекулы ДНК, имеющие два конца (“тупые” или “липкие”), и кольцевые молекулы (замкнутые), не имеющие концов. Структура ДНК с химической точки зрения очень ординарна, несмотря на своё значение для жизни. К тому же, в ядре ДНК почти никогда не бывает “голой”; она существует в виде сложных белково-нуклеиновых комплексов в составе хроматина, постоянно подвергающегося структурным изменениям. ДНК – это “запасённая информация”, а хроматин – “иерархически организованная информация” (см. **Эпигенетика**). Следует также отметить, что ДНК – это единственная молекула, которую клетки постоянно ремонтируют, а её эволюционная роль значительно меньше, чем нам кажется, или казалась ранее (см. **Эволюция**).

С общекультурной точки зрения ДНК – это самая популярная молекула. Она значима не только для науки, но и для формирования мировоззрения новых поколений образованных людей. Поэтому ДНК следует рассматривать как культурологический феномен, как квинтэссенцию интеллектуальных достижений человечества, как призму, через которую раскладывается весь спектр достижений в познании великих тайн живого.

Молекула ДНК – основа для становления новых исследований не только в области генетики и геномики, но и в области структурной химии, структурной нанотехнологии, ферментологии, теории вычислительных систем.

\*Самый большой из известных полимеров; длина молекулы которого в миллиард раз больше её толщины. Обычно длину молекулы ДНК измеряют числом составляющих её пар оснований (сокращённо: **п.о.** или **bp**). Несмотря на своё главенствующее значение для живых систем, ДНК очень уязвима для различных видов радиации и многих химических агентов. В ДНК любой клетки содержатся тысячи окисленных оснований, вследствие чего даже появилось образное название такой ДНК – “ржавая” ДНК. К счастью, в нормальных клетках ДНК постоянно ремонтируется с помощью специальных ферментных систем репарации, защищающих клетки от появления мутаций.

\*\*Структуру молекулы ДНК, состоящую из двухрядной цепи в виде закрученной вправо спирали, в которой пары оснований А=Т и Г=С расположены между сахарофосфатными непрерывными нитями, вывели в 1953 г. Джеймс Дьюи Уотсон (р. 1928 г.) и Френсис Харри Комптон Крик (1916–2004). Их молекулярная модель сразу объяснила, каким образом кодируется генетическая информация и как она копируется в процессе передачи от клетки к клетке, а также в ряду поколений.

**ДНК-микрочипы.** От греч. *mikros* – *маленький* и англ. *chip* – *осколок, отбитый кусок*. Специальные устройства, представляющие собой стеклянные пластинки, на поверхности которых в определённом порядке иммобилизованы разные короткие молекулы ДНК. Их применяют для анализа генной активности (позволяют получать профили экспрессии генов, синтезирующих мРНК). Другими словами, ДНК-микрочипы дают панорамную картину активности генов и позволяют отслеживать изменение уровня их экспрессии при различных физиологических условиях. Главное достоинство микрочипов заключается в том, что на них одновременно можно размещать очень большое количество проб, поскольку микрочипы содержат множество различных последовательностей ДНК, соответствующих разным генам (обычно десятки тысяч). Микрочипы различают по способам получения: *точечные микрочипы* (получают нанесением фрагментов кДНК на стёкла, покрытые гелем\*) и *олигонуклеотидные микрочипы высокой плотности*\*\*.

Однако принципы использования их практически одинаковые: в обоих случаях экспрессионные профили получают на основе метода *мультиплексной гибридизации* с использованием смесей меченых молекул РНК или ДНК в качестве зондов.

\*Стандартные точечные ДНК-микрочипы содержат 5000 ячеек/см<sup>2</sup>.

\*\*Получают путём прямого синтеза олигонуклеотидов на стеклянной подложке с помощью прецизионных роботизированных систем (литографическим способом получены микрочипы с плотностью 1000000 ячеек/см<sup>2</sup>).

**ДНК-мутанты (Dna-мутанты) бактерий.** Температурочувствительные мутанты (ts-мутанты), не способные синтезировать ДНК при температуре 42°C, но способные к репликации при 37°C.

**ДНК-полимеразы.** От греч. *poly* – много, *meros* – часть и суффикса “аза”, указывающего на то, что это ферменты. Ферменты, полимеризующие мононуклеотиды в длинные цепи ДНК, согласно шаблонной последовательности матричной цепи (матрицы). Другими словами, ферменты, катализирующие синтез ДНК на матрице ДНК (катализирующие образование 3'→5' фосфодиэфирных связей в ДНК, т. е. движущиеся в направлении от 5'-конца к 3'-концу новой цепи). Для начала синтеза ДНК-полимераза нуждаются в затравке (праймере) РНКовой или ДНКовой природы со свободным 3'-гидроксильным концом. Эукариотические ДНК-полимеразы (например, ДНК-полимераза α), в отличие от прокариотических, не обладают 3'→5' экзонуклеазной активностью. Ферментов, имеющих прямое отношение к синтезу ДНК, в природе существует очень много\*, и они участвуют во множестве функций, а именно, в репликации, репарации, рекомбинации и обратной транскрипции, и в эукариотических клетках имеют различную клеточную локализацию (например, ядерные и митохондриальные ДНК-полимеразы).

\*Связано это с огромным разнообразием прокариотических и эукариотических клеток, а также видов эукариотических организмов и, наконец, вирусной индукцией ферментов. В 1957 г. Артур Корнберг (Arthur Kornberg) из Стэнфордского университета обнаружил у бактерии *E. coli* фермент, катализирующий реакции полимеризации нуклеотидов – ДНК-полимеразу (его стали называть ферментом Корнберга, или ДНК-полимеразой I) (см. **ДНК-полимераза I**). Первой ДНК-полимеразой, действие которой было соотнесено с репликацией хромосом, была полимераза, индуцированная T-чётным фагом (фагом T-4) и обнаруженная в 1965 г.

**ДНК-полимераза I\*.** Фермент, участвующий в репарации повреждённых участков ДНК (в заполнении пробелов между новообразованными фрагментами) и катализирующий образование 3'→5'-фосфодиэфирных связей (фермент нуждается в 3'-гидроксильном конце затравки, а число нуклеотидов, полимеризованных при оптимальных условиях за 1 мин достигает 1000\*\*). Обладает двумя экзонуклеазными активностями. Одна из них ответственна за расщепление одноцепочечных участков ДНК в направлении 3'→5'\*\*\*, а другая – двухцепочечных участков в направлении 5'→3' (расщепляет двухцепочечную ДНК с 5'-конца, давая моно- и олигонуклеотиды). Способность ДНК-полимеразы удалять участки ДНК с нарушенной структурой, лежащие на пути наращивания цепи, физиологически очень удобна для удаления дефектов ДНК, таких как тиминные димеры, а также для удаления РНК из гибридных комплексов (см. **Тиминные димеры**). Синоним – *полимераза Корнберга*.

\*Из ДНК-полимераз обнаружена первой (у *E. coli*), отсюда и получила обозначение ДНК-полимераза I. (Из 100 кг клеток *E. coli* получали от 0,6 до 1 г. чистого фермента.)

\*\*Это свойство называют *числом оборотов*.

\*\*\*3'→5' экзонуклеазная активность – составная часть полимеразного механизма; она дополняет способность полимеразы узнавать правильное основание при спаривании его с матрицей. С помощью этой активности в растущей цепи гидролизуются и удаляются неправильно спаренный (или не спаренный) концевой нуклеотид.

**ДНК-полимераза II.** Фермент, обладающий полимеразной активностью в направлении 5'→3' (катализирует образование 3'→5'-фосфодиэфирных связей) и экзонуклеазным расщеплением в направлении 3'→5'. Участвует в репликации ДНК в клетках прокариот.

**ДНК-полимераза III.** Фермент, катализирующий с высокой скоростью образование 3'→5'-фосфодиэфирных связей в ДНК. Главная функция фермента – репликация. Обладает также экзонуклеазной активностью в направлении 3'→5', что способствует исправлению ошибок, возникающих при репликации. Мутации гена *mutD* изменяют характер активности субъединицы  $\epsilon$  (эпсилон) ДНК-полимеразы III, что приводит к сбою в системе репарации встроенных нуклеотидов в направлении 3'→5' и резко увеличивает частоту появления мутаций во всех реплицирующихся генах (см. **Гены-мутаторы**).

**ДНК-репликаза.** От лат. *replicare* – *отражать* и суффикса “аза”. Фермент, осуществляющий собственно репликацию ДНК.

**ДНК-свивилазы.** От англ. *swivel* – *вращать, поворачивать на шарнирах*. Первоначальное название ферментов-топоизомераз I.

**ДНК-(цитозин-5)-метилтрансферазы.** От лат. *transfere* – *переносить* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Семейство ферментов, переносящих метильную группу на субстрат (молекулу белка или молекулу нуклеиновой кислоты). У млекопитающих, включая человека, известны несколько метилтрансфераз: DNMT, DNMT1\*, DNMT2, DNMT3a, DNMT3b, DNMT3L (этот белок гомологичен DNMT3a и DNMT3b, но не имеет каталитической активности). Установлено, что DNMT1 участвует в “поддерживающем” метилировании ДНК *in vivo* путём модификации полуметилированной ДНК в процессе её репликации. Активность этого фермента возрастает в делящихся клетках, в которых он локализуется в участках (фокусах) репликации ДНК. В эмбрионах он не способен осуществлять метилирование *de novo*, однако в клетках *in vitro* этот фермент осуществляет как “поддерживающее” метилирование, так и метилирование *de novo*, обладая более высоким сродством к полуметилированной, чем к полностью деметилированной ДНК-матрице. Ферменты DNMT3a и DNMT3b необходимы для метилирования ДНК *de novo*. В эмбрионах (на стадии гаструляции), где в онтогенезе впервые происходит метилирование ДНК, обнаружена

высокая их активность, почти полностью исчезающая в дифференцированных соматических клетках. Обнаружено, что инактивация DNMT2 в эмбриональных ES-клетках мыши не влияет на оба типа метилирования (как *de novo*, так и “поддерживающее”).  
Синоним – *метилтрансферазы*.

**Добавочные клетки.** Клетки слизистой желудка человека и млекопитающих, выделяющие мукоидный секрет (см. **Мукоиды (муциноиды)**).

**Доброкачественные опухоли.** Опухоли, содержащие клетки, сходные по ряду параметров с нормальными клетками, отличающиеся только бурным, но ограниченным ростом\* и заключённые в соединительно-тканную капсулу (опухоли, в которых клетки остаются на месте первичного появления и не прорастают в окружающие ткани). Могут сдавливать соседние ткани, органы, магистральные сосуды и нервы, вызывая тем самым те или иные нарушения в организме и боли (см. **Злокачественные опухоли**). Одним из удивительных примеров доброкачественных опухолей, подвергавшихся на протяжении сотен лет искусственному отбору, являются образования (наросты) в виде короны у золотых аквариумных рыбок. Эти опухоли никак не сказываются на продолжительности жизни рыбок и не превращаются в злокачественные опухоли.

\*Иногда могут достигать гигантских размеров (до 10–20 кг), что отмечено, например, для липом.

**Доластатины.** Семейство циклических олигопептидов, полученных из улитки *Aplysia depilans* (“морского зайца”)\*, обладающих антираковой активностью. Так, например, доластатин-10 – циклический пентапептид вылечивает мышей от меланомы и увеличивает срок жизни при лейкемии.

\*Выделено больше 40.

**Долихолы.** От греч. *dolichos* – *длинный*. Длинноцепочечные полиизопреноиды (n–14–24). Участвуют в переносе олигосахаридов на определённые остатки аспарагиновой кислоты (N-гликозилирование) в белках, синтезируемых на мембраносвязанных рибосомах гранулярного эндоплазматического ретикулума (см. **Трансгликозидазы**).

**Долихоцефалический.** От греч. *dolichos* – *длинный* и *kephal* – *голова*. С непропорционально длинной головой (длинноголовый). О черепе с *черепным индексом* менее 75 (ширина черепа составляет менее 0,75 длины). Синонимы – *долихокефалический*, *долихокраниальный*.

**Домен.** От фр. *domain* < лат. *dominium* – *владение, поместье* (англ. *domain* – *территория, область, сфера*). Термин широко используется в различных разделах биологии. 1. В биохимии *домен* – это структурно-функциональная единица, а также структурно обособленная область в макромолекуле (например, компактно свёрнутый фрагмент полипептидной цепи в белке). Другими словами, домен в молекуле белка – это аминокислотная последовательность, связанная с определённой функцией и имеющая отличительное строение,

т. е. обладает идентифицированной третичной структурой, например, *трансмембранные домены* интегральных белков, или ДНК-связывающие домены транскрипционных факторов. Выделяют также домены в белках, содержащие необычные аминокислоты, полученные на посттрансляционном уровне, например, домены в факторах свёртывания II, VII, IX и X, содержащие остатки  $\gamma$ -карбоксиглутаминовой кислоты (Gla). Доменная организация структуры хорошо выражена в белках-иммуноглобулинах, в которых гомологичные участки в лёгких (L) и тяжёлых (H) цепях иммуноглобулинов (Ig), содержат по 110–120 аминокислотных остатков. Легкие L-цепи состоят из 2-х доменов, один из которых расположен в варибельной области ( $V_L$ ), а другой – в константной ( $C_L$ ). Тяжёлые H-цепи содержат один домен в варибельной области ( $V_H$ ) и 3-4 домена в константной области ( $C_{H2-5}$ ). Эти домены различаются по аминокислотной последовательности и содержанию углеводов. В зависимости от типа  $C_H$  доменов иммуноглобулины относятся к одному из пяти классов: IgG, IgM, IgA, IgD и IgE (см. **Антитела, Иммуноглобулины**). 2. Домен в хромосоме – это область, в которой, во-первых, сверхспирализация происходит независимо от других участков, во-вторых – область, содержащая экспрессирующийся ген и, в-третьих, область, обладающая повышенной чувствительностью к ДНКазе.

3. В общей и эволюционной биологии понятие *домен* используется для обозначения трёх основополагающих *ветвей жизни* (трёх групп) – доменов *архебактерий*, *бактерий* и *эукариот* (трёхдоменная система в классификации живых организмов, предложенная Карлом Вёзе) (см. **Археи, Бактерии**).

**Доместикация.** От лат. domesticus – *домашний* < domus – *дом*. Одомашнивание, приручение животных. Осуществляется путём отбора (селективного скрещивания) в ряду поколений животных с “доброжелательным” отношением к человеку и исключением животных с природным агрессивным поведением. Так новосибирские учёные (тогда ИЦиГ СО РАН) по инициативе академика Д. К. Беляева в экспериментах, продолжавшихся на протяжении почти 60 лет (с 1959 г.), продемонстрировали возможности ускоренного превращения диких чёрных лисиц (семейство псовых) в домашних животных (по аналогии превращения волка в собаку). При этом они обнаружили, что у одомашненных лис уже через шесть поколений стали сохраняться ювенильные черты (юношеский облик) в зрелом возрасте; у них изменились и другие внешние черты и удлинился репродуктивный цикл. У одомашненных лис была обнаружена повышенная активность серотонинэргической системы мозга и сниженный уровень гормонов стресса (причина “доброжелательности”), а также изменённый характер экспрессии около 60 генов мозга по сравнению с дикими животными, что и обусловило их привязанность к человеку. Подобную работу уже провели и с норками. Учёные ИЦиГ пытаются осуществить

и доместикацию соболя. С доместикацией связано такое новое направление исследований как *генетика поведения*.

**Доминантность\***. От англ. dominant < лат. dominans – *господствующий, главный*. Преимущественное проявление действия одного гена из аллельной пары (буквально, преобладание одного над другим).

\*Термин был предложен Г. Менделем (1865 г.).

**Доминантный**. От англ. dominant < лат. dominans – *господствующий, главный*. Например, доминантный аллель, доминантный ген, доминантный признак.

**Доминантный аллель**. Аллель, который определяет фенотип гетерозиготы и маскирует выраженность рецессивного аллеля\*. Для проявления доминантного признака достаточно наличия одного доминантного аллеля (гена). Доминирование – это способность нормальных генов формировать нормальные признаки в присутствии мутантных генов. Доминирование спасает носителя мутантного гена от гибели и, в то же время, позволяет накапливаться в популяции вредным генам, сохраняющимся под прикрытием нормальных генов, что, в конце концов, ставит популяцию в невыгодное положение. Обычно между доминантностью и рецессивностью существует множество переходов. Нередко проявление признака у гетерозиготы бывает промежуточным по отношению к крайним формам, реализующимся у обеих гомозигот.

\*Доминантным чаще всего бывает аллель дикого типа (нормальный аллель), а мутантный аллель – рецессивным..

**Доминантные генетические болезни (аутосомно-доминантные болезни)**. Генетические болезни, при которых для проявления аномального фенотипа достаточно изменений только в одном аллеле. При этом поражённые индивиды чаще всего имеют только одного родителя с изменённым фенотипом. Отсюда следует, что у потомков поражённого родителя (гетерозиготы) и нормального второго родителя (гомозиготы) шансов получить нормальный фенотип 50/50.

**Доминанта**. От лат. dominans – *господствующий*. 1. В физиологии высшей нервной деятельности, *доминанта* – это господствующий очаг возбуждения в ЦНС, подавляющий возбуждение в других очагах, “оттягивающий” возбуждение на себя (согласно учению о доминанте русского физиолога А. А. Ухтомского, 1875–1942). 2. В генетике, *доминанта* – преобладающий признак (доминантный признак).

**Допинг**. От англ. (разговор.) dope – *наркотик, дурман*. 1. Любое стимулирующее (или угнетающее) вещество (лекарство), вызывающее временный эффект и часто постоянную потребность, а также привыкание. Синоним – *наркотик*. 2. Соединения, стимулирующие анаболические процессы в организме и повышающие мышечную силу и выносливость (см. **Анаболики, Миостатин**). 3. Соединения, улучшающие физиологические показатели, например, метилфенидат (близок к амфетаминам), гормон роста, стимуляторы синтеза адреналина,

мельдоний, производные преднизолона, эритропоэтин и др. (см. **Эпоэтин-альфа**).

**Дорсальный.** От лат. *dorsalis* – *спинной* < *dorsum* – *спина*. 1. Задний. Относящийся к спине или спинной поверхности. Термин используется для определения положения одной анатомической структуры по отношению к другой. Синоним – *posterior*. 2. Верхняя часть мозговых структур. Синоним – *верхний*.

**Дофамин.** Биоактивный моноамин (*3-гидрокситирамин*). Образуется из аминокислоты *диоксифенилаланина*. Представляет собой промежуточный метаболит тирозина (окситирозин); поэтому ключевой для синтеза дофамина фермент – это *тирозингидроксилаза*. С биохимической точки зрения *дофамин* – предшественник катехоламинов (норадреналина и адреналина, вырабатываемых мозговым слоем надпочечников), а с физиологической – нейротрансмиттер (нейромедиатор) и нейромодулятор. Контролирует множество процессов, протекающих в головном мозгу, включая даже его кровообращение. Образуется в различных частях мозга, например, таких как *substantia nigra* – субстанция “нигер” (“чёрная. субстанция”) и вентральная тегментальная зона (тегумент). Выделяется адренергическими синапсами и участвует в передаче нервных импульсов в симпатической нервной системе. Присутствует в базальных ганглиях (чечевицеобразных и хвостатых ядрах), входящих в состав полосатого тела (*corpus striatum*), служащего своеобразным коммутационным центром в ЦНС, передающим сигналы от различных частей мозга и обеспечивающим сложные поведенческие реакции, включая обучение и социальное поведение. В некоторых случаях дофамин выступает как *нейрогормон*, выделяемый хромаффинными клетками. Ключевой момент в патогенезе болезни Паркинсона – гибель клеток, продуцирующих *дофамин*. В 2017 г. учёные медицинского факультета Фейнберга при Северо-западном университете в Чикаго в экспериментах на культивируемых дофаминообразующих нейронах, полученных путём перепрограммирования клеток кожи здоровых людей и пациентов, страдающих одним из двух типов болезни Паркинсона обнаружили, что в клетках, несущих мутацию, и в клетках, полученных от людей со спорагической формой болезни, в митохондриях накапливался окисленный дофамин, который в конце концов и убивал эти нейроны. В клетках, полученных от здоровых доноров, окисленная форма дофамина не накапливалась (см. **Болезнь Паркинсона**). Увеличение высвобождения дофамина вызывают многие наркотические вещества, например, кокаин и амфетамины (см. **Амфетамины**). В экспериментах на мышах показано, что кокаин повышает содержание дофамина в “центре удовольствия” (включая нейроны прилежащего ядра, или *nucleus accumbens*) (см. **Динорфин**). При приёме алкоголя дофамин расходуется с повышенной скоростью. Абстиненция, напротив, характеризуется высоким уровнем дофамина, в то время как уровень серотонина падает. Дофамин называют гормоном целеустремлённости и концентрации

внимания, а также “гормоном счастья”, функционирующим в “системе поощрения”, которую также называют “системой вознаграждения или удовольствия”. Хорошо известно, что еда, секс, любимая музыка стимулируют выброс дофамина и поднимают настроение. Отсюда следует, что дофамин – это стимулятор мозга. В масштабных сравнительных исследованиях образцов мозговых тканей было показано, что у людей, в отличие от шимпанзе, тирозингидроксилаза активна в неокортексе, а дофамин играет важнейшую роль в активности “системы удовольствий”, которая виновна не только в формировании наркотической зависимостей, но и в развитии ряда патологий, например, аутизма. Оказалось, что неокортекс головного мозга человека эволюционировал с образованием новой дофаминовой системы, которой не было у наших далёких предков, т. е. эволюция мозга человека протекала не только путём приобретения им *больших* размеров и нейроанатомических особенностей, но и путём изменения химии мозга. Сравнительный химический анализ срезов мозга хохлатых капуцинов, лапундеров (свинохвостых макаков), оливковых бабуинов, горилл, шимпанзе и человека, выполненный антропологами из Кентского университета (Kent State University, Огайо) показал, что у человека в базальных ядрах содержится значительно больше дофамина, чем у больших человекообразных обезьян (Mary Ann Raghanti et al., PNAS, январь, 2018).

В 2017 г. экспериментах на дрозофилах было установлено, что дофамин при посредстве белка Scribble участвует в когнитивных процессах, связанных с *забыванием*. Сигнальная цепочка, приводящая к активному “стиранию” памяти, выглядит так: дофамин → рецептор дофамина\* → белок Scribble\*\* → белок Rac1 → белок кофилин (см. **Кофилин**). Синоним – *допамин (dopamine)*\*\*\*.

Интересно отметить, что у растений дофамин влияет на рост корней.

\*Рецептор кодируется геном *D<sub>4</sub>DR*, расположенном на *p*-плече хромосомы 11, и встраивается в синаптических участках плазматической мембраны дофаминэргических нейронов. Ген *D<sub>4</sub>DR* относится к полиморфным генам; его варианты различаются наличием внутреннего минисателлита, длиной 48 нуклеотидов, повторяющегося у разных индивидуумов от 2 до 11 раз, что сказывается на активности рецептора и, возможно, даже на поведении и характере обладателей различных вариантов гена (Hamer D., Copeland P., 1998) (см. **Минисателлиты**).

\*\*От англ. scribble – *небрежный почерк, каракули, мазня*. Ранее этот белок был известен только как каркасный элемент, участвующий в удержании на месте определённых внутриклеточных структур (см. **Белок Scribble**).

\*\*\*Естественным предшественником в процессе синтеза дофамина служит L-ДОПА (L-ДОФА). От англ. left < лат. laevus – *левый* (левоовращающая молекула *дигидроксифенилаланина* – агониста дофаминовых рецепторов) (см. **Агонисты**).

**Драйв.** От англ. *drive* – *влечение, побуждение, стремление*. Субъективное переживание, вызванное удовлетворением различных потребностей (физиологических, инстинктивных или приобретённых, например, таких как коллекционирование и накопление).

**“Древние” вирусы.** Гигантские вирусы, выделенные из образцов сибирской вечной мерзлоты и паразитирующие на амёбах. Несут множество генов, не характерных для вирусов, и встречающихся только у одноклеточных организмов. Начиная с 2003 г. из промёрзлого грунта, возрастом около 30-ти тысяч лет, уже выделены четыре вида ископаемых доисторических вирусов. Первым был обнаружен гигантский *Mimivirus sibericum*\*. В 2013 г. сообщили о двух вирусах под общим названием *Pandoravirus*\*\* . Затем в 2014 г. открыли крупнейший из вирусов *Pithovirus sibericum*\*\*\*, который размножался в цитоплазме амёб. В сентябрьском номере 2015 г. журнала PNAS (США) французские исследователи из Университета Экс-Марсель сообщили о выявлении ещё одного вируса, получившего название *Mollivirus sibericum*\*\*\*\*, также имеющего гигантские размеры. Вирус представляет собой почти сферическую частицу длиной в 6 мкм (средний размер эритроцита человека 7,5 мкм). Геном вируса кодирует более 500 белков и состоит из 650 тысяч пар оснований. Однако в отличие от пифовируса, молливирус размножается в ядрах клеток амёб, что говорит о том, что он сильнее зависит от клетки-хозяина. Гигантские вирусы паразитируют на амёбах, скорее всего потому, что амёбы сами поглощают эти вирусы посредством присущего им фагоцитоза, и вирусам не надо иметь специальных приспособлений для проникновения в клетку. Поэтому такие вирусы должны быть безопасными для млекопитающих и людей.

\*От англ. *mimetic* – *подражательный* (*mimic* – *симулировать*) < лат. *mimis* – *видимый, кажущийся*.

\*\**Пандора* по-древнегречески означает “одарённая всем”. Согласно древнегреческой мифологии, *Пандора* – женщина, созданная Гефестом по велению Зевса и посланная на землю с ларцем, наполненным всеми человеческими несчастьями, болезнями и пороками, в наказание за проступок Прометея, похитившего для людей у богов огонь (отсюда происходит, взятое из поэмы Гесиода “Труды и дни”, выражение “ящик Пандоры”).

\*\*\*От греч. *pithos* – *большой глиняный сосуд*.

\*\*\*\*От лат. *mollia* (*mollis*) – *мякоть*.

**“Древняя” ДНК.** ДНК давно исчезнувших с лица Земли существ (например, мамонта, шерстистого носорога, пещерного медведя, неандертальца, четырёхтысячелетнего гренландского *инука*\* (на эскимосском языке – “человек”) и архаичного человека из пещеры Денисова на Алтае\*\*), используемая для решения ряда задач в сравнительной эволюционной биологии. Обычно такая ДНК сохраняется только в виде очень небольших фрагментов (так ДНК неандертальца состояла из фрагментов размером не более 200 оснований). Хотя вопрос

временной сохранности ДНК ещё остаётся открытым, разработан относительно надёжный метод её выделения из сохранившихся останков, а также методы секвенирования такой ДНК\*\*\*. При этом следует отметить, что предполагаемые временные рамки использования “древней ДНК” постоянно расширяются. Так в 2013 г. прочитан геном древней лошади, жившей около 700 тысяч лет назад (см. **Палеогеномика, Музеомика**).

\*Самих эскимосов называют *инуитами*.

\*\*Находка, возрастом 38–40 тыс. лет (определённому по радиоуглеродному методу оценки возраста отложений\*\*\*\*, в которых были обнаружены останки), получила название “Х-женщина”. Другое название древней популяции, к которой она принадлежала – “денисовцы”. Расшифровка её митохондриальной ДНК, а затем и ДНК ядерного генома (о самом точном из возможных прочтений денисовского генома было сообщено в августе 2012 года) показала, что “Х-женщина” не относится ни к неандертальцам, ни к современным людям, т. е. является неизвестным до сих пор видом (подвидам) человека (см. **Коалесценция, Автохтоны**). В то же время примерно 4–6 % генов у современных меланезийцев (жители Фиджи и Соломоновых островов) соответствуют генам денисовских людей. В последнее время денисовцев позиционируют как отдельный вид людей *Homo sapiens althaiensis* (“Алтайский человек”). На основании анализа геномной ДНК сделано предположение, что останки денисовской женщины старше, чем предполагалось раньше, и их возраст составляет 75–82 тыс. лет. Следует отметить, что денисовцы, в отличие от белокожих, рыжеволосых и голубоглазых неандертальцев имели смуглую кожу.

\*\*\*Заслуга в разработке метода принадлежит немецкому учёному (по происхождению шведу) Сванте Пээбо (Svante Pääbo) из Института эволюционной антропологии общества Макса Планка в Лейпциге (Германия), который ещё, будучи аспирантом, заинтересовался проблемой продолжительности жизни (сохранности) молекул ДНК и в 1984 г. выделил ДНК из египетской мумии, возрастом в 2,4 тыс. лет. С тех пор Сванте Пээбо считается одним из ведущих учёных в области *молекулярной палеоантропологии*. Именно под его руководством немецкие учёные расшифровали геном денисовского человека, выделив ДНК из сохранившейся фаланги мизинца молодой женщины (или даже девочки).

\*\*\*\*Радиоуглеродный метод оценки возраста органических материалов был введен американским учёным Уиллардом Либби, получившим за это Нобелевскую премию. Период полураспада  $C^{14}$  углерода составляет 5730 лет, поэтому материалы, возрастом более 60 тысяч лет для оценки этим методом обычно уже непригодны. Погрешность метода составляет в среднем  $\pm 50$ –100 лет.

**Дрейф генов.** От голл. drift – *снос, медленное* (постепенное) *смещение от исходного положения.* *Случайное* (ключевое слово!)

ненаправленное изменение частот аллелей, происходящее из поколения в поколение, в популяциях с небольшой численностью особей, способных к свободному скрещиванию, не вызванное естественным отбором\*. Другими словами, дрейф генов – это случайная утрата некоторых (или даже многих) аллелей. В популяциях малого размера (ограниченных, изолированных) частота мутантного аллеля может измениться особенно быстро; какой-то аллель может распространиться, а какой-то другой – полностью исчезнуть. Важно, что **частота распространения признака при дрейфе генов не зависит от его адаптивного значения**. Ограниченный репродуктивный объём популяции может привести к ситуации, при которой генофонд нового поколения существенно отличается от генофонда предыдущего (родительского) поколения. В целом дрейф генов *обедняет* генетическое разнообразие популяции. В популяциях малого размера могут закрепляться **необычные мутации**, например, геномная мутация, обусловленная слиянием двух хромосом, как это произошло у предковой формы человека, отделив её от предковой формы шимпанзе (в кариотипе человека вторая по размеру хромосома образована путём слияния двух хромосом шимпанзе!). Это, в свою очередь, привело уже к генетической изоляции популяции и превращению её в новый вид (см. **Кариотип**). Синонимы – *эффект Райта\*\**, *эффект генетического дрейфа*.

\*Различающиеся последовательности ДНК (аллели) могут быть потеряны по совершенно случайным причинам, в результате чего изменяется сложившийся в популяции состав генов (т. е. её генофонд).

\*\*Теория дрейфа генов была разработана американским генетиком Сьюаллом Райтом (S. Wright, 1889–1988) в 30-х годах XX века.

**Дрепаноциты.** От греч. drepana – *серп* и kytos – *клетка*. Серповидные по форме клетки. Эритроциты пациентов – носителей серповидно-клеточного гена (при серповидно-клеточной, или менискоцитарной анемии). Синоним – *серповидно-клеточные эритроциты* (англ. sickle cells – *клетки серповидные*).

**Дробление.** Процесс деления зиготы с образованием всё большего числа клеток *бластомеров*, последовательно уменьшающихся в размерах. Бластомеры могут обладать характерными различиями формы, размеров и по содержанию цитоплазмы, зависящими от исходного распределения цитоплазмы в яйце и количества в нём желтка. У млекопитающих, разделившиеся бластомеры прилегают друг к другу не очень плотно. При дроблении яиц, богатых желтком (например, у амфибий), клетки на ранних стадиях развития разделяются не до конца (сохраняются цитоплазматические мостики, позволяющие синхронизировать дробление). А у насекомых клеточные мембраны вообще образуются только после того, как ядро зиготы разделится несколько раз и по периферии зародыша расположится слой ядер (см. **Синтициальная бластодерма**). Интересно отметить, что клетки дробящихся яиц *на ранних этапах эмбриогенеза* не содержат ядрышек. Для них также характерен редуцированный

клеточный цикл (цикл, в котором *почти* отсутствуют G<sub>1</sub>- и G<sub>2</sub>-периоды). Наконец, процесс дробления не нуждается в экзогенных факторах роста.

Ещё в конце XX века учёным удалось пустить вспять начавшийся процесс дробления яйцеклетки *Xenopus laevis*. Уже почти разделившаяся яйцеклетка “передумывает”, и обе половинки сливаются в одну клетку при воздействии на два белка, управляющих делением. При этом хромосомы, выстроившиеся для распределения по дочерним бластомерам, возвращаются в исходное состояние, и вновь формируется одно ядро с тетраплоидным набором ДНК.

**Дрожжевые искусственные хромосомы (YACs – yeast artificial chromosomes).** Хромосомные клонирующие векторы, способные включать очень большие вставки размером более 1 Мб (Мега базы) и используемые в технологиях секвенирования генома человека и др. больших геномов. Их высокая ёмкость уменьшает число клонов, необходимых для покрытия всего генома. Клонирование генома человека с помощью *дрожжевых искусственных хромосом* удалось провести в 10 тысячах YACs. К сожалению, YACs могут включать в себя химерные вставки, поэтому для создания точных физических карт используют более стабильные и точные векторы (см. **Векторы ВАС**).

**Дрозофилы.** Небольшие по размеру мушки (около двух миллиметров в длину), при свободном обитании предпочитающие в питании гниющие фрукты. Благодаря большой скорости размножения\* и простоте содержания, плодовая мушка *Drosophila melanogaster*\*\* стала излюбленным объектом генетиков, радиобиологов, а в настоящее время и нейробиологов (“мозг” дрозофилы содержит около 100 тысяч нейронов). На дрозофиле были открыты все базовые принципы генетики, включая принцип генной организации хромосом\*\*\*, явление индуцированного мутагенеза и “дробимости” гена (см. **Мутагенез**), а также *гомеозисные* гены, отвечающие за развитие и сегментацию тела (*морфогенез* и *органогенез*) у многоклеточных организмов. Получены около 20000 линий дрозофилы с мутантными фенотипами, характерными почти для всех генов. Синонимы – *плодовая, банановая и уксусная* мушка.

\*У дрозофилы цикл генерации всего 10–12 дней с большим числом потомков; за один год можно получить минимум 30 поколений! Поэтому Н. В. Тимофеев-Ресовский называл мушку “дойной коровой” генетики.

\*\*Название буквально означает “*любительница нектара чёрнобрюхая*”, где греч. *drosos* – *влага, роса, нектар, мёд*, *phileo* – *люблю*, *melanos* – *чёрный* и *gaster* – *брюшко*. Такое название мушка получила из-за наличия на конце брюшка у самцов широкой тёмной полосы. При произношении слова *дрозофила* ударение следует делать на слог “фи”.

\*\*\*За разработку хромосомной теории наследственности (1912 г.) американскому биологу Томасу Ханту Моргану (1866–1945) в 1933 г. была присуждена Нобелевская премия. Проверая выводы Г. Менделя и А. Вейсмана, Т. Морган в опытах по скрещиванию дрозофил показал, что ряд признаков наследуется потомками в совокупности. Из этих

результатов следовало, что оба предшественника каждый по-своему были правы и именно хромосомы являются носителями генов, которые, подобно бусинкам в снижке ожерелья, располагаются на хромосомах линейно друг за другом. Размер генома *Drosophila melanogaster* 185 Мб.

**Дронабинол.** Основное психоактивное вещество индийской конопли (*Cannabis sativa*). В клинической практике используется как противорвотное средство при химиотерапии рака (см. **Каннабиноиды**).

**Дромотропный.** От греч. dromos – *бег\** и tropos – *направление, поворот*. Например, *дромотропный эффект* (*дромотропное действие*) адреналина, который увеличивает скорость атриовентрикулярного проведения.

\*Вспомните название одnogорбого верблюда дромадера, (дромедара), а также многие составные слова такие, как аэродром, ипподром, космодром, автодром и т. д.

**Дуоденальный.** От лат. числительного duodecim – *двенадцать*. Относящийся к двенадцатипёрстной кишке. *Дуоденальный* отдел кишечника – двенадцатипёрстная кишка – начальный отдел тонкой кишки, имеющий в длину около 25 см. (12 поперечников пальца\*); начинается от привратника и идёт до уровня первого или второго поясничного позвонка, где с левой стороны последнего переходит в тощую кишку.

\*Отсюда и возникло название.

**Дупликация.** От лат. duplicatio – *удвоение* (duplex – *двойной*). Структурное изменение хромосомы (абerrация), характеризующееся удвоением какого-либо участка (фрагмента).

**Дуральный.** От лат. durus – *твёрдый*. Относящийся к твёрдой мозговой оболочке\*. Синоним – *пахименингеальный*.

\**Dura mater* – твёрдая мозговая оболочка.

*“Если квантовую механику никто не понимает, то есть ли такие, кто понимает современную биологию? Сомневаюсь, что есть!”*

Ричард Фейнман (амер. физик-теоретик, Нобел. премия, 1965).

## Е

*“Удивительный парадокс: многие люди убеждены в правильности вещей, которых на самом деле они не понимают, но отвергают то, в правильности чего они на самом деле уверены”.*

Л. А. Блюменфельд (сов. биофизик)

**Евгеника\*.** От греч. eugenes – *благородный, породистый* (хорошего рода) (где eu – *хорошо*, genesis – *происхождение* и суффикс “-ика”).

Учение о наследственном здоровье человека и его одарённости, а также о генетических методах совершенствования природы человека, искусственной его селекции (улучшения наследственных качеств), возникшее во второй половине XIX века. Подразделяют на *позитивную евгенику*, исследующую возможности сохранения аллелей, детерминирующих желательный фенотип, и *негативную евгенику*, изучающую способы снижения частоты вредных аллелей у человека. В 20-е годы XX века в Советской России было создано евгеническое общество, в задачи которого входило “улучшение человеческой породы” и которое возглавлял выдающийся биолог Николай Константинович Кольцов, которого называли биологом будущего. Определённую роль сыграл и академик ВАСХНИЛ А. С. Серебровский, выступавший за селекцию людей и создание банка спермы высокоодарённых людей. Наконец, в России евгеникой увлекался и К. Э. Циолковский, страдавший врождённой глухотой, но затем разочаровавшийся в так называемых “академических браках”. В гитлеровской Германии развивались расистские формы евгеники, с помощью которых путём продуманного отбора детородных пар и планомерного их скрещивания планировали создание популяции высшей арийской расы (иначе, селекция человека и контролируемая рождаемость).. В США пытались получать детей от Нобелевских лауреатов; результат этих экспериментов не оправдал ожиданий (из 200 детей, рождённых от Нобелевских лауреатов (“пробирочные дети”), только один проявил какие-то творческие способности, но и тот со временем стал наркоманом). К сожалению, в настоящее время закладывается фундамент, так называемой либеральной потребительской евгеники, в задачи которой входит создание детей на заказ, обладающих определёнными признаками и качествами. Это обязательно приведёт к тому, что человек из субъекта превратится в объект и товар.

\*Термин был предложен английским антропологом и психологом, рьяным дарвинистом Фрэнсисом Гальтоном (Francis Galton, 1822–1911) в 1869 г. Идеологом *евгеники* стал английский философ Герберт Спенсер (Herbert Spencer, 1820–1903), со своей теорией “социального дарвинизма”. В начале XX века идеи евгеники овладели массами и в 1911 г в США в нескольких штатах были приняты законы принудительной стерилизации психически неполноценных людей. В 30-е годы экономическая депрессия возродила идеи евгеники, и в 1934 г. законы о принудительной стерилизации в самой антигуманной форме были приняты в Германии и в Швеции. Даже будущий Нобелевский лауреат (1946 г.), основоположник радиационной генетики Герман Джо (Джозеф) Мюллер (Мёллер\*\*) (см. **Мутагенез**) стал активным адептом течения. В России школу евгеники основал Николай Константинович Кольцов (1872–1940). В нашей стране при советской власти генофондом нации считали выдающихся деятелей коммунистической партии и так называемых партийных “выдвиженцев”. В современном Китае действуют законы

о принудительных абортах и стерилизации женщин и мужчин по решению врачей, как способ сдерживания роста населения.

**\*\***В литературе часто встречаются разночтения фамилии.

**Евфеника.** От греч. *eu* – *хорошо* и *phainō* – *являю*. Область практической генетики, разрабатывающая мероприятия, приводящие к изменению наследственных качеств людей, путём улучшения условий внешней среды.

**Естественный отбор.** 1. Концепция, служащая уже в течение полутора веков теоретической основой биологии и позволяющая представлять механизмы возникновения и развития жизни на Земле. При этом до сих пор едва ли можно считать её подтверждённой экспериментами или строгими наблюдениями.

2. Понятие, обозначающее *процесс*, при котором условия среды обитания “отбирают” и “сохраняют” наиболее приспособленные к ним организмы, и дают им селективные преимущества, проявляющиеся в форме репродуктивного успеха и более успешного выживания. Этот процесс протекает в течение длительных исторических периодов непрерывных проб и ошибок в возникновении различных форм живых существ. (При этом естественный отбор буквально “питается” колоссальными потерями, связанными с ошибками и неудачными пробами.) Основой любого отбора, в том числе и естественного, является генетическая изменчивость организмов. Отбор, закрепляя признаки, придаёт наследственной изменчивости определённую фенотипическую форму, тем самым, предопределяя дальнейшие эволюционные возможности. Механизм естественного отбора реализуется через неодинаковую скорость размножения генетически различающихся особей\*. Другими словами, естественный отбор – это отбор таких комбинаций генов, которые имеют наибольшую приспособленность к конкретным условиям среды. Поэтому отбор всегда стоит на страже соответствия между генами, детерминируемыми ими признаками и средой, к которой адаптированы эти признаки. Естественный отбор представляет собой кумулятивный (накопительный) процесс, приводящий к появлению всё более сложных форм организмов. Он, растягиваясь во времени, невероятные, с точки зрения случайного появления события (формы, приспособления), делает вероятными (или хотя бы маловероятными), разбивая их на отдельные фрагменты, вероятность появления которых уже вполне реальна. В то же время, усложнение форм живых организмов может происходить и без влияния естественного отбора, проявляясь как побочные эффекты самого феномена жизни.

*\*В процессе естественного отбора репродуктивный поток всегда сужается до тончайших ручейков, которые и обеспечивают сохранность немногих генотипов. Но, как только это происходит, поток опять становится полноводным, и эту полноводность мы называем эволюционным успехом (см. Эволюция).*

“...разум приведёт в движение  
разумный отбор...”

Конрад Лоренц, австр. зоолог и этолог  
(Нобел. премия, 1973)

## Ж

*Если нам что-то кажется противоречивым, то не лучше ли усомниться в истинности наших взглядов, чем согласиться с истинностью смущающей нас противоречивости.*

**“Жаберные сердца”.** Образное название расширенных участков *приносящих жаберных артерий* у ланцетника. Эти участки сосудов способны ритмически сокращаться и проталкивать кровь в жабры.

**Жасмоновая кислота.** Компонент эфирного масла, получаемого из жасмина пахучего (*Jasminum odoratissimum*). Активирует, наряду с салициловой кислотой, системную реакцию растений на заражение патогенами с целью предотвращения последующих атак.

**Жёлтая лихорадка\*.** Очень тяжёлое вирусное заболевание, поражающее печень человека, и переносимое комарами – гроза тропиков (в Центральной и Южной Америке), сопровождающееся головной болью, пожелтением кожи и кровотечениями в пищеварительном тракте, откуда заболевание также называется “чёрная рвота” (по-испански, *vomito negro*) (см. **Флавивирсы**).

\*О вирусной природе заболевания и передаче его от человека к человеку комарами первым догадался кубинский врач Карлос Хуан Финлей (1833–1915), которого в течение 30-ти лет никто не принимал всерьёз. Вирус жёлтой лихорадки *yellow fever* – первый обнаруженный вирус человека, что было доказано в опытах Военной комиссии США по жёлтой лихорадке, которой руководил Уолтер Рид (W. Reed, 1902).

**Жёлтое тело.** Образование в яичнике, возникающее у млекопитающих под воздействием *лютеинизирующего гормона\** на месте опустевшего фолликула (после выхода зрелого яйца, т. е. овуляции) и представляющее собой эндокринный орган (временную железу внутренней секреции), синтезирующий *прогестерон*. Различают *менструальное жёлтое тело*, быстро регрессирующее с образованием *белого тела*, а также *жёлтое тело беременности*, существующее в течение 5–6 месяцев беременности женщины и, только затем подвергающееся инволюции. Синоним – *corpus luteum\*\**

\*Лютеинизирующие гормоны позвоночных имеют сходную структуру и вызывают выделение гамет.

\*\*От лат. *corpora lutea* – *жёлтые тела*.

**Желудок.** Мешковидный слизисто-мышечный орган, выполняющий функцию пищеварения и пищевого депо. Вырабатывает желудочный сок. Различают четыре отдела желудка: кардиальный (*cardia*) – самый верхний, в который входит пищевод, дно (*fundus*), тело (*corpus*) и привратник (*pylorus*). В привратнике выделяют область, называемую *пещерой привратника* (*antrum*) (см. **Антральный**). Синонимы – греч. *gaster* (вспомните слова *гастроном*, *гастрокон*), *stomache*, лат. *stomachus* – пищеварительный канал, а также желудок.

**Желудочный сок.** Пищеварительный секрет, вырабатываемый желудочными железами. Чистый желудочный сок – бесцветная прозрачная жидкость кислой реакции (рН 0,9–1,5), зависящей от присутствия свободной соляной кислоты. При наличии в желудке пищи концентрация водородных ионов в желудочном соке несколько ниже (рН 1,5–2,5). Содержит *муцины*, защищающие стенки желудка от переваривания и протеазы (эндопептидазы) – *пепсины* и *химозин*, а также триглицериновую липазу. Содержит также гликопротеин, называемый “внутренним фактором” (*intrinsic factor*), связывающий и защищающий витамин В<sub>12</sub> (цианокобаламин).

**Желудочный ингибиторный полипептид (ЖИП).** Пептидный гормон желудочно-кишечного тракта (43 аминокислотных остатка). Усиливает секрецию инсулина β-клетками островков Лангерганса и ингибирует секрецию соляной кислоты желудком.

**Желчь.** Секрет, вырабатываемый клетками печени и накапливающийся вне периодов пищеварения в желчном пузыре (греч. *cholē kystis*). В состав желчи входят следующие компоненты: 1. Желчные (холевые кислоты) – *гликохолевая* и *гликохолеиновая*. 2. Соли желчных кислот. 3. Желчные пигменты – *билирубин* и *биливердин*. 4. Лецитин. 5. Холестерин. 6. Жиры. 7. Мыла. 8. Муцин. 9. Неорганические соли. Желчь имеет слабо щелочную реакцию. Желчные кислоты обеспечивают растворимость холестерина в желчи и эмульгацию липидов (жиров). Синоним – греч. “*cholē*”, откуда образованы следующие общеизвестные слова: холестерин, холецистит, меланхолия, холерик.

**Живорождение.** Рождение живых детёнышей, развитие которых проходит в теле самки. Встречается не только у млекопитающих, но также у некоторых змей, рыб и беспозвоночных. Среди последних особенно известно примитивное червеобразное животное, близкое к членистоногим *Peripatus edwardsii*. Синоним – *вивипария* (англ. *viviparity*).

**Животное-основатель.** Термин относится к генетически модифицированным животным, например, мышам или крысам, несущим модификации соответствующих целевых генов. Так называют единственное в помете животное, несущее мутантный (модифицированный) ген\* или гены, полученное из десятков подвергнутых экспериментальной обработке эмбрионов. Такие “удачные” экземпляры животных используют в дальнейшем для создания линий моделирующих различные заболевания у людей.

\*Ген, “отредактированный” с помощью метода CRISPR/Cas9 (см. Геномное “редактирование”).

”**Живые ископаемые**”\*. Редчайшие организмы, сохранившиеся почти без изменений с древнейших времён (“застывшие формы”) – представители широко распространённых когда-то таксономических групп. К ним относятся, например, хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*)\*\*, гинкго (современный нам *Ginkgo biloba*, гинкго двулопастный – довольно большое дерево, высотой до 30 м, его предки произрастали ещё в лесах мезозойской эры), тихоходки (*Tardigrada*, ископаемые формы известны с мелового периода), латимерия (*Latimeria*) – представительница кистепёрых рыб, появившихся ещё в девонском периоде, или гаттерия (*Sphenodon punctatus*), рептилия из группы клювоголовых, живущая на небольших островах у побережья Новой Зеландии и сохранившаяся с мезозойской эры, когда уже исчезли все её ближайшие родственники. Синонимы – “персистирующие типы”, “реликты” (см. **Персистирующие формы, Рефугиумы**).

\*Понятие было введено ещё Ч. Дарвином, применившим этот эпитет для характеристики удивительного дерева *гинкго билоба*.

\*\*К таким же споровым травянистым растениям относятся и хорошо знакомые всем плауны – обитатели тенистых мест средней полосы России.

**Жизненный цикл эукариот.** 1. Анатомо-физиологическое понятие: ЖЦ – это период существования организма от момента зачатия до естественной гибели. Понятие не совсем верное, поскольку жизненный цикл не является в полном смысле циклом, а скорее, протекает как ряд циклоидов, поскольку развитие организмов (многоклеточных эукариот) в онтогенезе идет монотропно. 2. Биологическое понятие ЖЦ. Согласно биологическому понятию ЖЦ можно разделить на четыре этапа, включающие *оплодотворение* (слияние гамет), *диплоидную стадию* (сопровождающуюся митозами), *мейоз* (редукционное деление) и *гаплоидную стадию*. ЖЦ лежит в основе обеспечения естественной смены поколений. Если продолжительность существования диплоидной и гаплоидной стадий примерно одинакова, а каждая стадия представлена самостоятельным организмом, то говорят об *изоморфной смене* поколений. При преобладании одной из стадий говорят о *гетероморфной смене* поколений. При доминировании в ЖЦ гаплоидной стадии мейоз протекает вскоре после оплодотворения (такой тип смены поколений характерен для многих грибов). У большинства растений и животных, напротив, доминирует диплоидная стадия, и мейоз обеспечивает только формирование короткоживущих гаплоидных половых клеток – гамет.

**Жизненный цикл соматической клетки.** Период существования клетки от её появления после деления материнской клетки до момента гибели. Включает 5 периодов, или фаз: 1. Фаза роста (обычно в недифференцированном состоянии). 2. Фаза дифференцировки. 3. Фаза нормальной активности. 4. Фаза старения. 5. Терминальная фаза дезинтеграции и смерти.

*“Жизнь...не является ни веществом, ни свойством; она – процесс или, точнее, сочетание процессов”.*

Джон Бёрдон Холдейн (1892–1964), англ. биолог.

**Жизнь** (греч. Ζοι (ζωη), βιοζ, лат. *vita, vitae, vivo*). Человечество до сих пор пользуется великим множеством трудноопределяемых понятий\*, одно из которых – *Жизнь*. Существует много определений жизни, спорных и не очень, начиная с общеизвестного определения Ф. Энгельса\*\*, но нет ни одного точного и всех удовлетворяющего определения. Мало того, по мере развития науки понятие “жизнь” непрерывно усложняется. С обыденной точки зрения *жизнь* – это всё множество организмов в полной своей совокупности, существующих на Земле, а с философской – *это форма, сохраняющаяся в течение определённого времени, при постоянном обновлении содержания*. Доктор биологических наук Б. М. Медников (1932–2001) дал наиболее короткое и точное научное определение понятию *жизнь*: “*Жизнь – это активное, идущее с затратой энергии поддержание и воспроизведение специфической структуры*”. Другими словами, всё, что может **воспроизводить** и **копировать** себя за счёт ресурсов окружающего мира – это и есть жизнь. (Необходимо отметить, что это только количественный критерий. К нему следует добавить способность живого с течением времени преобразовываться в новые формы, и этот процесс мы называем эволюцией.) Жизнь определяют как некое предельно сложное (*эмерджентное*) состояние, включающее в себя основополагающие строительные блоки (белки и нуклеиновые кислоты)\*\*\*, и характеризующееся определённой степенью метаболической и биохимической автономии, а также способностью генерировать химическую энергию. Главные отличительные черты живого – это способность к упорядочению материи и самовоспроизведению\*\*\*\*. По образному выражению Эрвина Шрёдингера (Erwin Schrödinger, 1887–1961) живые существа “пьют упорядоченность” из окружающей среды. Не меньшую значимость имеет и способность к “обучению”. Сначала одни формы жизни “научились искусству жить”, а другие – ещё и искусству порождать новые формы, наряду с третьими формами, демонстрирующими предельную консервативность своих прошлых достижений и неутраченных адаптаций. Они, достигнув вершины в мастерстве выживания, остаются неизменными триумфаторами и сейчас. Такое разделение “способностей”, в конце концов, привело к тому, что в процессе эволюции только один вид развил интеллект, породивший материальную и духовную культуру, и конкурентов у него, увы, не оказалось. Один из главных отличительных парадоксов жизни заключается в том, что её непрерывность обеспечивается процессами

распада (деструкции). Для жизни характерны реципрокные отношения энтропии и информации – чем больше одного, тем меньше другого. Именно живому присуще создание упорядоченности из беспорядка, что находится в рамках второго закона термодинамики. Американский учёный Кэмпбелл (J. Campbell) когда-то сказал: *“Информационное содержимое системы под названием человеческое тело – это ДНК”*. Сейчас мы уже хорошо понимаем, что одной ДНК далеко недостаточно. Жизнь – это всегда взаимодействие двух главных типов полимеров – белков и нуклеиновых кислот, из коих, как теперь считается, РНК была первой и самой важной для зарождения жизни. И хотя биологические процессы обеспечиваются химическими процессами (жизнь строится на динамической ассоциации макромолекул, а главное свойство жизни – это постоянное изменение), само понимание явления жизни лежит вне рамок химии, как равно и физики. Если живая природа и отличается по своим свойствам от неживой, то только не тем, что она подчиняется другим законам. В живой природе “объединение” частей всегда заходит значительно дальше, чем в неживой природе. Отсюда, важнейшее уравнение биологии – это уравнение неаддитивности, где  $1+1>2$ . Ещё одной удивительной чертой жизни является её неопишуемое разнообразие, существующее на основе небольшого числа принципов и функционирующее на основе одинаковых механизмов.

Считается, что жизнь на нашей планете зародилась около 3,8 млрд. лет назад. Однако открытие, сделанное в 2015 г. калифорнийскими учёными, изучавшими минералы подкласса островных силикатов – цирконы,  $ZrSiO_4$  (одни из самых старых минералов на нашей планете, которые являются свидетелями первого, так называемого, хадейского этапа в истории Земли, всегда считавшегося безжизненным) из массива Джек Хиллс в западной Австралии, обнаружили в одном из кристаллов графит с соотношением тяжёлых изотопов к лёгким, характерным для органических веществ. А возраст этих кристаллов циркона равен 4,1 млрд. лет!

И, наконец, последнее. Думается, что Жизнь, скорее всего, – рядовое явление во Вселенной. Возможно, в тех или иных формах она постоянно возникает и исчезает в разных её частях как результат эволюции материи (как особая форма её самоорганизации). *Поэтому, чтобы понять Жизнь, необходимо знать Вселенную.* В то же время вряд ли Жизнь существует в центральных областях нашей галактики, которые не очень то “дружелюбны” для всего живого. Строгий анализ условий возникновения жизни на Земле говорит о том, что Жизнь – это результат сложной череды совершенно случайных и маловероятных событий, создавших благоприятные возможности для её появления! Отсюда следует, что какие-либо специальные *стимулы для жизни не нужны, ей нужны только благоприятные возможности.*

Единство жизни на нашей планете – это экспериментально доказанный факт, и все условия для зарождения жизни на Земле были

и есть. Но, как зародилась Жизнь, возможно, мы не узнаем никогда (в силу краткости своего существования), а вот следы её развития мы обнаруживаем повсюду. К тому же Земля (как это не парадоксально!) – источник жизни и для Космоса, по крайней мере, ближнего, что продемонстрировано обнаружением живых бактерий и морского планктона, а также сохранной ДНК на поверхности космических аппаратов, в частности, на МКС.

Более точными научными эквивалентами понятию *жизнь* служат биологические термины *биота*\*\*\*\*и *биосфера* (см. также ЛУКА).

\*“Знание может быть полным, когда предмет имеет пределы, но у жизни нет доступных нашему пониманию границ, кроме самой смерти. Вследствие чего жизнь, которую мы не умеем определить, исчезла как категория из современной биологии”.

амер. биохимик Эрвин Чаргафф.

\*\*Энгельс в современной интерпретации: “Жизнь – это форма существования супрамолекулярных структур, представляющих собой наномашинны”. С их образования и началось зарождение жизни (см. **Рибосомы, Хеликаза**). Согласно этому определению возникновение жизни предопределено самой структурной организацией материи: *объекты каждого уровня обладают свойством образовывать объекты следующего уровня*. Поэтому для появления жизни необходимы только соответствующие условия. Клод Бернар писал: “Жизнь может быть только там, где есть вместе синтез и разрушение”. Довольно краткое определение было дано NASA: “Жизнь – это самоподдерживающаяся химическая система, подверженная дарвиновскому отбору”. Наконец, Альберт Сент-Дьёрди по этому поводу высказался следующим образом: “Жизнь есть не что иное, как электроны, которые ищут себе место для отдыха”. Возникновение жизни крайне маловероятное событие, в то же время легко объяснимое с помощью “антропного принципа”\*\*\*\*\*, базирующегося на статистике и применяемого ко всей Вселенной.

\*\*\*Все живые существа состоят из бесконечного многообразия веществ, в основе которых лежат модифицированные углеродные цепочки.

\*\*\*\*Следует отметить, что термин “самовоспроизведение” не совсем точен, поскольку на всех этапах эволюции оно было невозможно без участия факторов среды (Эшби, 1960), цит. по С. Фокс и К. Дозе, 1975.

\*\*\*\*\**Биота* рассматривается как составная часть *биосферы* – всей тонкой плёнки жизни на земной поверхности в понимании автора этого термина австрийского геолога Э. Зюсса (1831–1914 гг.).

\*\*\*\*\*Понятие “антропный принцип” было предложено в 1974 г. английским математиком Брандоном Картером.

*Жизнь – это возникающий на короткое время очень сложный локальный порядок, облечённый в стремящуюся к красоте и совершенству форму. Жизнь началась как лёгкая пена, но со временем тяжелела*

*и расплзлась по всей планете, заняв все закоулки и закоулочки, теснясь и волнуясь, дыша смрадом и благоухая, являя себя нежнейшими созданиями или отвратительнейшими монстрами. И арифметика у неё не простая; один плюс один даёт и пять, и десять, и многие, многие тысячи. И называем мы эту странную арифметику любовью, отказать в которой не смеем ни бабочке-однодневке, ни лебедю-однолюбу, ни даже бесформенной и незаметной для нас амёбе.*

**Жир белый (жёлтый).** Ткань, хранящая большие запасы триглицеридов, которые могут освобождать в ответ на действие таких сигналов как адреналин и глюкагон. Показано, что только в лёгких жиры сжигаются напрямую, особенно при охлаждении организма (особенно в условиях гипоксии, например, высокогорья). Ожирение характеризуется избыточным накоплением подкожной и висцеральной белой жировой ткани (см. **Адиipoциты**).

**Жир бурый.** Ткань, обеспечивающая термогенез в результате окисления жирных кислот. У животных, впадающих в зимнюю спячку или оцепенение при низких температурах, накапливается бурый жир, содержащий большое количество митохондрий\*, которые и придают бурый цвет этой ткани. Клетки бурого жира не только запасают жир, но и активно его расходуют с образованием тепла. Процесс пробуждения от спячки, нуждающийся в постепенном разогреве животного, обеспечивается активацией *липолиза* в клетках бурого жира. Считается, что бурый жир возник эволюционно у теплокровных животных для защиты организма от переохлаждения и поддержания физиологической температуры тела путём интенсивных мышечных сокращений (как поставщик легко извлекаемой энергии для мышц). Но, скорее всего, энергия бурого жира напрямую переходит в тепло, что кажется более эффективным процессом теплопродукции в результате окисления жирных кислот в “разобщённых” митохондриях (в митохондриях, не синтезирующих АТФ) (см. **Термогенин, Ирисин**). Младенцы, у которых ещё не сформировалась система терморегуляции, рождаются с небольшим количеством бурой жировой ткани, располагающейся на груди (вдоль грудины), спине (вдоль лопаток), пояснице и на плечах, защищающей от охлаждения главные кровеносные сосуды и почки. Этот жир обеспечивает выживание младенцев при переохлаждении тела\*\*. В последнее время стали считать, что в подкожных отложениях у взрослых людей также есть бурая жировая ткань, не исчезающая с возрастом\*\*\*. Эксперименты на мышах, проведённые в 2011 г., показали, что бурый жир это не только “сжигатель” запасённых калорий. Он активно удаляет из циркулирующей крови простые триглицериды – молекулы, повышающие риск возникновения *метаболического синдрома*, а также интенсивно утилизирует глюкозу крови, снижая риск возникновения диабета II-типа (см. **Метаболический синдром**). У представителей северных народов (эскимосов, эвенков, или

чукчей), адаптированных к холоду, в теле больше бурого жира, чем у жителей умеренного климата, и их организм не только лучше сохраняет тепло, но и эффективнее используют жирную пищу для термогенеза. Интересно также отметить, что при *феохромоцитоме*, характеризующейся повышенным образованием катехоламинов (адреналина и норадреналина), преадипоциты дифференцируются в большей степени в адипоциты бурой жировой ткани (см. **Феохромоцитома**).

\*Клетки бурого жира, в отличие от клеток белого (жёлтого) жира, содержат в цитоплазме не одну большую каплю жира, “одетую” перилипином, а множество более мелких, легко утилизируемых капель жира.

\*\*Известен факт, так называемых “детей землетрясения” – младенцев, выживших в течение 9 суток под завалами разрушенных домов.

\*\*\*Присутствие такой ткани было показано с помощью совмещения методов позитронно-эмиссионной и компьютерной томографий (ПЭТ/КТ), а позднее также с помощью магнитно-резонансной томографии (МРТ).

**Жирные кислоты (ЖК).** Карбоновые кислоты (производные углеводов) с углеводородными цепями длиной от 4 до 36 углеродных атомов. В живых организмах наиболее распространённые ЖК содержат от 12 до 24 атомов углерода ( $C_{12}$ – $C_{24}$ ). При этом по одной из упрощённых номенклатур первым атомом считается карбоксильный атом углерода. По другой номенклатуре, предназначенной для полиненасыщенных ЖК (ПНЖК), первым атомом считается последний – метильный атом, который обозначается греч. буквой омега ( $\omega$ ). В биохимии приняты следующие тривиальные названия, данные по происхождению распространённых ЖК: **Лауриновая** ( $C_{12}$ ) кислота (от лат. *laurinus* – *лавровый*). **Миристиновая** ( $C_{14}$ ) кислота (от лат. *myristica* – *мускатный орех*). **Пальмитиновая** ( $C_{16}$ ) кислота\* (от лат. *palmaris* – *пальмовый*; *palma* – *ладонь, рука, пальма*). **Стеариновая** ( $C_{18}$ ) кислота (от греч. *stear* – *твёрдый жир, сало*). **Арахидиновая** ( $C_{20}$ ) кислота (от лат. *arachis* – *земляные бобы, “орехи”*). Систематическое название арахидиновой кислоты – *н-эйкозановая*\*\* кислота (см. **Эйкозаноиды**). **Лигноцериновая** ( $C_{24}$ ) кислота (от лат. *lignum* – *древесина* и *sega* (*segae*) – *воск*). Группа ЖК также включает ненасыщенные и полиненасыщенные соединения (см. **Полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК)**). Другими словами, ЖК – это продукты синтеза, а также распада жиров (в первую очередь триацилглицеридов). Являются “разобщителями” процесса окислительного фосфорилирования. Сильная индивидуальная изменчивость толерантности (терпимости) к большим количествам пищи без увеличения массы тела, возможно, связана с различиями в способности индивидуумов синтезировать и выводить свободные жирные кислоты.

\*Входит в состав вязкой горючей боевой смеси – напалма (англ. paralm), название которого образовано от *naphthenic acid* и *palmitic acid*.

\*\*Буква “н” обозначает неразветвлённую (нормальную) структуру.

**Жировое тело.** Анатомическое образование, свойственное только насекомым и многоножкам. Представляет собой объёмистую рыхлую ткань, формирующую тяжи и пласты, главным образом, в брюшке насекомого. Выполняет функции запасного депо питательных веществ и депо, накапливающего ненужные организму продукты обмена. У некоторых насекомых (например, у чёрного таракана) в центре жирового тела находятся крупные клетки, содержащие симбиотические бактерии.

**Жорданон.** Калька от англ. jordanon. Вид или подвид, обладающий низкой внутривидовой изменчивостью.

*“Человеческий ум, поднявшийся до новой идеи, никогда не вернётся в своё первоначальное состояние”.*

Оливер Вендел Холмс (1809–1894),  
амер. писатель.

*“Главное делайте всё с увлечением, это страшно украшает жизнь”.*

Лев Давидович Ланлау (1908–1968).

**Закон гетеротопного роста.** От греч. heteros – *другой* и topos – *место*. Независимость темпа роста одних частей эмбриона по отношению к другим частям. Открыт в 1938 г. И. И. Шмальгаузенем (1884–1963) одновременно и независимо от английского биолога Джулиана Гексли.

**Закон независимого наследования.** Менделеевский закон, который утверждает, что в процессе передачи дочерним клеткам аллели различных генетических локусов распределяются случайным образом. На самом деле под этим утверждением следует понимать процесс случайного распределения по дочерним клеткам материнских и отцовских хромосом, в результате чего клетки получают случайную комбинацию хромосом каждого типа\*. В то же время аллели (гены), расположенные на одной хромосоме, распределяются не независимо – *сцепленное наследование*, которое может нарушить только *кроссинговер*. Синонимы – *закон независимого расхождения аллелей* или *закон комбинирования признаков*.

\*Менделю очень повезло в том, что выбранные им для скрещивания признаки (окраска цветка, форма и окраска горошины) зависели от несцепленных локусов, лежащих в разных хромосомах. В добавление следует подчеркнуть, что везёт не только баловням судьбы, но и подготовленным исследователям, каким и был Мендель.

**Закон сегрегации.** От лат. segregatio – *отделение, разъединение*. Закон расхождения аллелей, согласно которому в процессе мейоза в гамету попадает только одна (один?) аллель из пары. Обычно этот закон ассоциируется с *гипотезой чистоты гамет* (см. **Гипотеза чистоты гамет**).

**Зародыш.** 1. У животных и человека – организм на ранних стадиях развития (эмбрион), развивающийся из оплодотворённого яйца (зиготы). Покрыт яйцевыми или зародышевыми оболочками и развивается за счёт питательных веществ, запасённых в яйце, или за счёт материнского организма (см. **Эмбриогенез**). 2. У папоротникообразных и высших (семенных) растений – группа недифференцированных клеток (зачаток), возникающих при делении-дроблении зиготы.

**Зародышевые листки.** Слои тела зародыша (пласты клеток) у многоклеточных животных, образующиеся в процессе гастрюляции. Для большинства организмов характерны три зародышевых листка – *эктодерма, мезодерма и энтодерма* (см. **Гастрюла**).

**Зародышевая плазма.** Условно – цитоплазма особого рода, составляющая часть цитоплазмы яйцеклеток у некоторых видов животных (переходит ещё от первичных половых клеток), которая в процессе

дробления снова попадает в первичные половые клетки, но уже другого поколения. Синоним – *оосома* (см. **Оосома**).

**Заякоривание белков в мембранах.** Процесс, происходящий за счёт гидрофобных взаимодействий, которые обеспечиваются путём присоединения к белку *липофильного якоря*. Мембранными якорями могут быть жирные кислоты (ацильные остатки *пальмитиновой* (C<sub>16</sub>) или *миристиновой* (C<sub>14</sub>) кислот) или изопреноиды (пренилирование белков *фарнезолом* (C<sub>15</sub>) или *геранилгераниолом* (C<sub>20</sub>)). Якорем может быть и *гликозилированный фосфатидилинозитол* (GPI-якорь). В клетках многие белки, связанные с мембранами, содержат GPI-якорь\*, например, рецептор Т-лимфоцитов Thy1, рецептор фолиевой кислоты, белок, называемый фактором ускорения распада белков, клеточный прионоподобный белок (PrP<sup>C</sup>). Связывание таких белков с клеточными липидными мембранами происходит в участках, называемых *микродоменами*, которые состоят из гликофинголипидов и холестерина.

\*Если белки интегрируются в апикальной части плазматической мембраны эпителиальных клеток, то GPI-якорь называют *апикальным сортинг-сигналом*.

**Зеркальная асимметрия.** Необычное расположение внутренних органов, обозначаемое термином *situs inversus*\* (или *situs ambiguus*\*\*), используемым для обозначения полного или частичного обращения асимметрии. Другими словами, расположение органа, зеркальное нормальному расположению (см. **Билатеральная симметрия, Декстрокардия, Синдром Картагенера**). Например, один из 5–10 тыс. новорождённых имеет зеркальную асимметрию сердца, либо всех асимметричных органов. Часто необычное расположение органа не сопровождается никакими функциональными отклонениями, но бывает, что с перестановкой связаны структурные или функциональные аномалии. На мышах показано, что за лево-, правостороннюю инверсию отвечают не меньше 20 генов, включая гены семейства Хеджхог (в частности, ген *Sonic hedgehog*), гены семейства трансформирующих факторов роста бета (TGF-β) и сцепленный с X-хромосомой транскрипционный фактор *ZIC3*, а также несколько моторных белков (см. **Реснички узловые**).

\*От лат. *situs* – *положение, расположение* (строение) и *inversus* – *повёрнутый, вывернутый*.

\*\*От лат. *ambiguus* – *склоняющийся то в одну, то в другую сторону*, двусмысленный, переменчивый.

**“Зеркальные” нейроны мозга.** Нейроны премоторной коры мозга (нейроны, связывающие сенсорные и моторные отделы), впервые обнаруженные у обезьян\*, которые разряжаются, когда животное видит, как кто-то другой выполняет определённое действие, т. е. всё происходит так, будто обезьяна сама выполнила это действие. Такие нейроны и получили название “зеркальных”, поскольку активируются во время процесса подражания (попросту “обезьянничанья”). При наблюдении других действий эти нейроны не активируются. У человека с помощью

различных косвенных методов\*\* было продемонстрировано, что “зеркальные” нейроны имеются не только в премотормой и нижнетеменной областях, но также в других отделах коры головного мозга, например, в поясной извилине и пояске, и они могут принимать участие даже в таких сложных эмоциональных процессах, как сопереживание.

\*Открыты были в 1996 г. в экспериментах на макаках группой итальянских учёных под руководством Джакомо Ридзолатти из университета города Парма.

\*\*В частности исследование мю-ритма – одного из компонентов ЭЭГ, отражающего своим исчезновением произвольные движения.

**Зет ДНК (zДНК).** От лат. буквы зета (z). Небольшая часть ДНК (~0,3% всего генома)\*, синтезирующаяся в момент конъюгации хромосом на стадии *зиготены* (зигонемы) мейоза. Эта ДНК обладает рядом отличительных свойств; она обогащена ГЦ-парами, имеет более высокую плавучую плотность, чем тотальная ДНК (1,712 г/см<sup>3</sup> против 1,700 г/см<sup>3</sup>) и разбросана полилокально по длине всех хромосом, а её синтез задерживается в S-периоде интерфазы. Зет ДНК обеспечивает формирование сплошного контакта гомологичных хромосом друг с другом, т. е. продольного соединения хромосом бок о бок\*\*, иначе называемого *синапсисом*, или *конъюгацией*, как необходимого этапа рекомбинации хромосом (генов), гарантирующего равный кроссинговер в зиготене мейоза (см. **Мейоз**).

\*Установлено с помощью метода гибридизации зет ДНК с тотальной ДНК.

\*\*Зет ДНК переходит в однонитчатое состояние при участии белка Альбертса (БА) (белок, денатурирующий ДНК) и одиночные нити из гомологичных хромосом образуют гетеродуплексы. После образования контактов формируются синаптонемальные комплексы и гетеродуплексы становятся ненужными; они ликвидируются задержанной репликацией zДНК.

**Зигоморфные цветки.** От греч. *zygon* – *двойная упряжка, пара* и *morphé* – *форма*. Цветки, форма которых имеет одну плоскость симметрии (венчик у которых “разрезан” только в одном направлении). Зигоморфность – результат приспособления цветков к опылению насекомыми, способ проникновения которых внутрь цветка диктуется его формой. Такие цветки характерны, например, для шалфея, гороха, львиного зева. Синоним – *неправильные цветки*.

**Зигонема.** От греч. *zygon* – *двойная упряжка, ярмо* (*zeugos* – *пара, чета*) и *пета* – *пряжа, двойная нить*. Событие, происходящее в профазе мейоза I, при котором гомологичные хромосомы притягиваются друг к другу (конъюгируют), образуя пары, состоящие из четырёх хроматид (тетрада хроматид). В результате конъюгации происходит обмен участками хроматид – *кроссинговер* (см. **Мейоз, Кроссинговер**). Синоним – *зиготена* (см. **Зиготена**).

**Зигота.** От греч. *zygote* (*zeugos*) – *запряжённые вместе* (*zygon* – *соединённые в пару, двойная упряжка, ярмо*), иначе, *супруги\**. Оплодотворённое яйцо (яйцеклетка), в котором восстановлен диплоидный набор хромосом. Это первая клетка организма, возникшая в результате слияния сперматозоида и яйцеклетки (двух генеративных клеток (гамет)), в результате чего два гаплоидных ядра сливаются в одно диплоидное ядро.

\**Zugia* – *устраивающая брак*; англ. *amphiont* (амфионт, от греч. *amphi* – *оба* и *ontos* – *бытиё*).

**Зиготена.** От греч. *zygote* – *запряжённые вместе* и *tena* (*tenia*) – *нить*. Стадия первого мейотического деления (см. **Мейоз**). Синоним – *зигонема* (см. **Зигонема**).

**Зиготическая редукция.** От греч. *zygote* – *запряжённые вместе* и лат. *reductio* – *возвращение назад* (восстановление), *упрощение, уменьшение*. Уменьшение числа хромосом (до гаплоидного набора), обусловленное первыми двумя мейотическими делениями зиготы. Явление, характерное для жгутиковых простейших, размножающихся половым путём\*. Отсюда следует, что у жгутиковых диплоидный набор хромосом имеет только зигота, а всё остальные особи гаплоидные.

\*Половой процесс известен лишь у немногих жгутиковых (в основном фотосинтезирующих колониальных форм и редко одиночных) и протекает в виде изогамии.

**Зимогеновые гранулы.** От греч. *zyme* – *закваска* (фермент) и *genan* – *порождать*. Секреторные гранулы экзокринных клеток, например, в поджелудочной железе, являющие собой продукт деятельности аппарата Гольджи. Представляют собой мембранные пузырьки, заполненные белковым содержимым, главным образом, различными ферментами, такими как протеазы, липазы, карбогидразы и нуклеазы\*. Эти мембранные пузырьки при определённой стимуляции выбрасывают своё содержимое из клетки путём слияния мембраны гранул с плазматической мембраной.

\*Сходным образом при участии аппарата Гольджи выделяются амилаза в слюнных железах, пептидные гормоны в эндокринных железах, белки молока в молочных железах, желчь в клетках печени, дентин зубов, кристаллины хрусталика и коллагены в соединительной ткани. Перечень может быть продолжен.

**Зимогены.** От греч. *zyme* – *закваска* (фермент) и *genan* – *порождать*. Белки-предшественники ферментов (проферменты), подвергающиеся при активации протеолитическому процессингу. Например, *трипсиноген*, выделяемый поджелудочной железой, превращается в тонком отделе кишечника в *трипсин* под действием фермента *энтерокиназы*, отщепляющей от трипсиногена 6 аминокислотных остатков, в результате чего белок становится функционально активным (см. **Энтерокиназа**).

**Злокачественные опухоли.** Опухоли, содержащие аномальные клетки, способные к инвазии и инфильтрации (агрессивному прорастанию в соседние ткани) и, главное, метастазированию (клетки, покидающие очаг первичного возникновения и дающие эктопические очаги роста). Клетки

злокачественных опухолей по целому ряду важных черт отличаются от нормальных клеток (см. **Опухолевая трансформация**).

Интересно отметить, что, несмотря на значительное количество различных опухолей, как правило, в одном и том же организме развиваются только опухоли одного типа.

**Зоидиогамия.** От греч. *zoi* – *жизнь*, *idios* – *своеобразный*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Общий термин, обозначающий процесс оплодотворения подвижными мужскими гаметами (сперматозоидами).

**Зокулин и зот.** Белки кишечника, облегчающие проникновение питательных веществ из просвета кишки в клетки кишечника. Эти белки прикрепляются к рецепторам кишечного эпителия. В настоящее время их пытаются использовать для преодоления гематоэнцефалического барьера при транспорте лекарств в головной мозг.

**“Золотые крючки”.** Так образно называется группа особых белков (обнаружено не менее полдюжины), с помощью которых клетки крови время от времени останавливаются, прикрепляясь к стенкам вен и артерий. “Передышка” позволяет клеткам точно следовать избранным маршрутом. Предполагают, что эти белки могут быть ответственны и за процессы метастазирования опухолей.

**Золь.** От нем. *Sol* < лат. *solvo* – *освободить*. Коллоидная система с непрерывной жидкой фазой и дисперсной твёрдой фазой, представленной частицами размером от 0,1 до 0,001 мкм (см. **Гель, Коллоиды**).

**Зона пеллюцида (*Zona pellucida*).** От греч. *zona* (*zone*) – *пояс, ограниченное пространство* и лат. *pellucidus* – *прозрачный, светлый*. Защитная мембрана вокруг ооцита, представляющая собой желеобразный слой. Синтезируется фолликулярными клетками, остающимися прикрепленными к нему и образующими структуру под названием “лучистый венец” (*corona radiata*). Клеткам “лучистого венца” приписывают функцию уничтожения лишних сперматозоидов (предотвращения полиспермии) (см. **Оплодотворение**).

**Зонды.** От фр. *sonde* < *sonder* – *исследовать, выведывать*. 1. Общее название молекул кДНК или синтетических олигонуклеотидов, используемых для выявления определённых последовательностей ДНК и РНК. Представляют собой фрагменты ДНК или РНК, содержащие меченные  $P^{32}$  нуклеотиды. Зонды “узнают” комплементарные последовательности в искомым молекулах ДНК или РНК. Например, с помощью специфических зондов проводят скрининг геномных библиотек (см. **Ник-трансляция**). 2. Для выявления белков при блотт-анализе зондами могут служить специфические антитела. Синоним – *пробы*.

**Зонулин.** От лат. *zonula occludens* – *запирающий поясок* (плотный контакт) и греч. *protein* – *белок*. Белок энтероцитов, повышающий у человека и высших животных проницаемость кишечника в зоне плотных контактов энтероцитов. Предполагают, что этот белок регулирует

транспорт жидкости, крупных молекул и иммунокомпетентных клеток между отдельными пространствами организма. Повышенное содержание зонулина, обуславливающее аномальную проницаемость кишечника, характерно для многих аутоиммунных заболеваний, таких как сахарный диабет типа I, ревматоидный артрит и рассеянный склероз, а также для хронических воспалительных заболеваний кишечника, в частности, для целиакии. Показано, что глютен и его непереваренные пептиды вызывают высвобождение зонулина из энтероцитов, что приводит к повышению проницаемости “плотных контактов” при целиакии (см. **Глютен, Целиакия**).

**Зоны Геда.** Области на коже, где возникают кожные боли, сопровождающие заболевания внутренних органов (так называемые *отражённые боли*). Наличие подобных зон помогает в дифференциальной диагностике таких заболеваний, как стенокардия, холецистит, язвенная болезнь желудка и т. д.

**Зоны молчания.** Участки в височной области коры головного мозга человека, не реагирующие ни на какие раздражения, попросту не пропускающие ничего в мозг.

**Зоны ускоренного развития у человека\*.** От англ. Human Accelerated Regions (HARs) – *участки человеческой акселерации*. Последовательности в геноме у человека, резко отличающиеся от подобных последовательностей в геномах приматов и, прежде всего, шимпанзе (*Pan troglodytes*). Сравнительный анализ геномов с помощью специальных компьютерных алгоритмов показал, что существуют, по крайней мере, 202 области в геноме человека, претерпевшие в процессе эволюции наиболее быстрые изменения. Например, последовательность HAR1, состоящая из 118 нуклеотидов, транскрипционно активная в клетках коры головного мозга, эволюционировала с наибольшей скоростью (обнаружено отличие по 18 нуклеотидам от генома шимпанзе). В то же время сравнение между собой других геномов не выявило таких резких изменений. Так у шимпанзе и кур, предки которых разделились около 300 млн. лет назад, последовательность HAR1 отличается только по двум из 118 нуклеотидов, что говорит о высокой консервативности и, следовательно, важности её для позвоночных. Оказалось, что последовательность HAR1 не кодирует никакой белок и располагается в области генома, общей для двух перекрывающихся генов. С этого участка ДНК транскрибируется особый тип регуляторной РНК, влияющей на гены, обеспечивающие развитие и функционирование коры головного мозга на критической стадии эмбриогенеза (см. **Эмбриогенез**). Другая зона ускоренного развития у человека, подвергнувшаяся в процессе эволюции давлению естественного отбора, лежит в участке ДНК, обозначенном как HAR2 (или HACNS1), и управляет активностью генов, связанных с развитием запястья и большого пальца. В целом оказалось, что наибольшие изменения произошли в зонах генома, занимающих очень незначительную его часть, в которых сосредоточены регуляторные

последовательности, “включающие” или “выключающие” соседние с ними гены, продукты которых также вовлечены в регуляцию других генов. Отсюда можно сделать вывод, что эволюция человека обеспечивалась, главным образом, за счёт *изменений в системе регуляции генов*, а не самих генов, которые на 99 % у нас и шимпанзе общие.

\*Эти участки ДНК в геноме человека обнаружила группа исследователей из Калифорнийского университета в Дэйвисе под руководством Кэтрин Поллард (Katherine Pollard, 2006).

**Зоогония.** От греч. *zoon* (*zoo*, ζῷο) – *животное*, *gone* – *семя* и *-ia* – *условия*. Живорождение. Синоним – *вивипария* (см. **Вивипария**).

**Зооморфозы.** От греч. *zoon* – *животное*, *morphe* – *форма* и *-osis* – *состояние*. Структуры, возникающие у растений, в результате воздействия на них животных.

**Зооиды.** От греч. *zoon* – *животное* и *eidos* – *сходство, вид* (внешний). 1. Отдельные особи у колониальных животных, занимающие определённое место и выполняющие важные для всей колонии специальные функции. Например, у *сифонофор*, имеющих вид единой особи, все функции распределены между отдельными видами зооидов, образующих вместе колонию.

2. Бесполое одиночные клетки у простейших – продукты *шизогонии* (см. **Шизогония**).

**Зоом.** От греч. *zoon* – *животное* и *om* (*om*) – *совокупность*. Сообщество животных в биоценозе (совокупность животных).

**Зоониты.** От англ. *zoonite* < греч. *zoon* – *животное* и *zona* (*zone*) – *пояс, ограниченное пространство*. 1. Сегмент тела членистоногого животного. 2. Брюшные щитки члеников (или сами членики) у киноринхов\*.

\*Класс первично-полостных червей, тело которых, длиной 0,2–1 мм, расчленено на 13 сегментов, включая голову с шипами, шею и 11 зоонитов.

**Зоонозы.** От греч. *zoon* – *животное* и *-osis* – *состояние*. Инфекционные заболевания, которые исходно появились у различных видов позвоночных животных, но приобрели способность преодолевать межвидовые барьеры и передаваться человеку. Зоонозы могут распространяться путём прямого контакта человека с больными животными (например, на фермах), или при участии кровососущих переносчиков (комаров\*, блох, клещей). Существуют животные и птицы, которые считаются рассадниками инфекций, поражающих человека. К ним относятся некоторые обезьяны (например, макака-резус), рукокрылые (например, такие крыланы, как индийская летучая лисица) и многие перелётные птицы (переносчики вирусов гриппа). Хорошо известно, что некоторые североамериканские вирусы – безвредные паразиты птиц, у людей вызывающие энцефалит (см. также **Орнитозы**, **Пситтакоз**, **Вирус Зика**).

\*Например, комары вида *Aedes mcintoshi* являются основными переносчиками зоонозной лихорадки Рифт-Валли\*\* в Южной и Восточной Африке; самки комаров передают вирус потомству через яйца, в которых он сохраняется годами, а новые поколения комаров затем заражают домашний скот и диких животных, от которых, в свою очередь, другие виды комаров (*Anopheles* и *Culex*) заражают животных и людей.

\*\*Лихорадка Рифт-Валли – вирусное заболевание, обычно проявляющееся у человека как грипп, но иногда переходящее в тяжёлую смертельно опасную геморрагическую лихорадку. Вирус впервые был идентифицирован в 1931 г. в Кении, в Великой рифтовой долине, откуда и произошло название.

**Зоопланктон.** От греч. *zoon* – животное и *plankton* – блуждающий. Сообщество очень мелких растительноядных организмов (поедающих фитопланктон), обитающих в толще воды. В состав зоопланктона входят очень мелкие личинки разнообразных ракообразных. Зоопланктон лежит в основании пирамиды питания более крупных животных, например, рачков криля. Синоним – *зоопланктер*.

**Зооспоры.** От греч. *zoon* – животное и *spora* – семя. Способные к передвижению одноклеточные споры у водорослей, снабжённые жгутиками, и обеспечивающие, как и неподвижные споры, бесполой путь размножения.

**Зоофилия.** От греч. *zoon* – животное и *philia* – склонность. Опыление цветков при участии животных. Например, мадагаскарские мышинные лемуры опыляют цветки баобаба.

**Зоофит.** От греч. *zoon* – животное и *phyton* – растение. Животное, напоминающее по форме и поведению растение.

**Зоохория.** От греч. *zoon* – животное, *choreo* – продвигаюсь и *-ia* – условия. Способ распространения плодов и семян (диаспор) животными. Семена и плоды переносятся на шерсти, перьях, лапах, а также в случае эндозоохории в желудочно-кишечном тракте. У многих растений семена, проходя через желудочно-кишечный тракт животных, не только не перевариваются, сохраняя всхожесть, но и нуждаются в таком способе активации. Так, например, тапиры в эквадорских Андах распространяют семена многих растений, которыми они питаются, а без агути (*Dasiprocta*) не смог бы выжить бразильский орех (см. **Эндозоохория**).

**Зооцелидии.** От греч. *zoon* (*zoa*) – животное и лат. *cecidi* (*cado*) – падать, погибать. Галлы растений, образование которых вызвано животными-паразитами.

**Зоа (зоа).** От греч. *zoe* – жизнь. Пелагическая личиночная стадия высших ракообразных (десятиногих ракообразных, например, креветок), напоминающая взрослого циклопа, но отличающаяся от него слабым развитием придатков. У креветок в процессе развития зоа переходит в стадию мизидной личинки, а у других десятиногих в декаподитную стадию, похожую по строению на взрослого рака. У речных раков стадия зоа проходит в яйце. Аналог *науплиуса* циклопов (см. **Науплиус**).

*“Кто задаёт вопросы, тот не сможет избежать ответов”.*  
Камерунская парадоксальная пословица.

## И

*“...неверные взгляды, если они подкрепляются какими-то данными, не приносят вреда, ибо каждый находит спасительное удовольствие в их опровержении, а когда их ошибочность доказана, то тем самым закрывается один из путей к ошибке и в то же время открывается дорога к истине”.*

Чарльз Дарвин.

*“Дело науки – возведение всего сущего в мысль”.*  
А. И. Герцен

**Идеомоторный.** От греч. *idea* – *понятие* и лат. *motor* – *приводящий в движение*. 1. Мышечное движение, возникающее при мысленном представлении об этом движении. 2. Непроизвольные двигательные реакции, обеспечиваемые гладкой мускулатурой, например, эрекция волос при испуге (когда “волосы дыбом”).

**Идиоадаптация.** От греч. *idios* – *особый, своеобразный* (вспомните, слово *идиот*) и *адаптация*. Приспособительные эволюционные изменения отдельных органов и систем организма, не затрагивающие, в отличие от *ароморфоза*, общий уровень его развития. В общем смысле идиоадаптация – это вид приспособления организма к среде. Синоним – *алломорфоз*.

**Идиобласты.** От греч. *idios* – *своеобразный* и *blastos* – *росток*. Растительные клетки, сильно отличающиеся по форме, структуре и строению от других клеток данной ткани. Например, *каменистые* клетки в плодах груши или айвы.

**Идиограмма.** От греч. *idios* – *особый, своеобразный* и *грамма* – *запись, написание*. Графическое изображение диплоидного набора хромосом, систематизированных по микрофотографиям с подбором по морфологическим параметрам гомологичных пар. Другими словами, диаграмматический рисунок кариотипа (его “раскладка”), в котором хромосомы располагаются попарно в порядке уменьшения их размеров. Синоним – *кариограмма*.

**Идиолиты.** От греч. *idios* – *собственный* и *lithos* – *камень*. Термин для обозначения *вторичных метаболитов* микроорганизмов. Представляют собой сложную сборную группу низкомолекулярных соединений, специфичных для отдельных штаммов (или для ограниченного числа штаммов) того или иного вида микроорганизма. Большинство вторичных метаболитов имеют необычную химическую структуру, а их синтез зависит от концентрации питательных веществ в среде и скорости роста культуры\*, и индуцируется

по механизму обратной связи в ответ на инактивацию определённых ферментов. Вторичные метаболиты, как продукты химической дифференцировки микроорганизмов, играют важнейшую роль в их выживании в природных условиях, обеспечивая экологическую конкуренцию\*\*, а в некоторых случаях и симбиоз. В эту группу входят антибиотики, токсины, пигменты\*\*\* и феромоны, обладающие функциями ингибиторов ферментов, антагонистов и агонистов рецепторов, иммуномодулирующих и противоопухолевых агентов, стимуляторов роста животных и растений, а также пестицидов (см. **Антибиотики**).

\*Начало синтеза большинства вторичных метаболитов совпадает с началом стационарной фазы роста или фазы споруляции. Так синтез пептидных антибиотиков у бацилл обычно начинается в конце экспоненциальной фазы с переходом в стационарную фазу роста.

\*\*Другими словами, являются факторами конкуренции, как с прокариотами, так и с эукариотами.

\*\*\*Пигменты, обладающие антибиотической активностью, например, такие как *продигиозин* и *виолацеин*, защищающие соответственно бактерии *Serratia marcescens* и *Chromobacterium violaceum* от поедания амёбами. В присутствии этих пигментов простейшие образуют цисты или погибают.

**Идиопатический.** От греч. *idios* – *особый, своеобразный, собственный* и *pathos* – *страдание*. Слово применяют для обозначения болезни неясного происхождения (генеза), болезни, развивающейся без видимой внешней или не выявленной причины, а также для обозначения первичного заболевания.

**Идиосинкразия.** От греч. *idios* – *своеобразный, собственный* и *synkrasis* – *смещение*. Врождённая форма повышенной чувствительности организма. В отличие от *анафилаксии* развивается без предварительной *сенсibilизации*. Проявляется высыпаниями на коже, отёком, общим недомоганием. Может возникать не только к пищевым продуктам, лекарствам, но и по отношению к отдельным людям, явлениям, т. е. выступать как форма необъяснимой неприязни.

**Идиот.** От греч. *idiotēs* – *неуч, невежда*. Индивидуум с крайним уровнем умственной отсталости (в просторечии, дурак). Древние греки называли идиотами тех, кто не участвовал в политических спорах и собраниях, кто был не похож на всех остальных; отсюда, первоначально *idiotēs* – *оригинальный человек*, или “человек сам по себе”, человек вне государства (*individual*). А вот римляне уже разумели под *идиотом* человека-невежду, не знающего и несведущего в науках и искусствах (лат. *idiotā* – *тупица*, *ignoramus* – *невежда*, англ. *layman* – *непрофессионал*). В средневековой Европе, словом *идиот* называли человека-простака\*.

\*Один из трудов выдающегося философа раннего Возрождения Николая Кузанского (Николай из Кузы) назывался “*Idiota civilica*” – “Городской простак” (“Книги простеца”).

**Идиотип.** От греч. *idios* – *собственный, частный*. Индивидуальный генотип.

**Идиотия.** От греч. *idiotēs* – *неуч, невежда*. Самая тяжёлая форма врождённой умственной отсталости (олигофрении или слабоумия).

**Идиофаза.** От греч. *idios* – *собственный* и *phasis* – *появление*. Фаза развития культуры микроорганизмов, характеризующаяся образованием вторичных метаболитов, имеющих существенное значение для конкуренции и выживания (см. **Идиоциты**).

**Идиофренический.** От греч. *idios* – *своеобычный, собственный, частный* и *phrēn* – *ум, разум*. В буквальном смысле, рождающийся только в сознании.

**Избыточность генов.** Понятие, отражающее, во-первых, феномен присутствия в клетке множества копий одного гена и, во-вторых, когда одна функция выполняется сразу несколькими генами. При этом каждый из этих генов в отдельности для выполнения функции не существует.

**Избыточные клетки.** Клетки, устраняемые в процессе нормального онтогенеза. Например, в нервной системе позвоночных и в яичниках млекопитающих ещё до рождения происходит массовая гибель избыточных клеток (см. также **Прунинг синаптический**).

**Изидии.** От греч. *isos* – *равный* и *eidōs* – *сходство, вид*. Специализированные структуры вегетативного размножения листоватых и кустистых форм лишайников. Морфологически представляют собой мелкие выросты на поверхности лишайников (на периферии талома) и состоят из нескольких клеток водоросли, оплётённых гифами гриба (т. е. содержат элементы *микобионта* и *фикобионта*). *Изидии* встречаются реже, чем *соредии* (см. **Соредии**).

**Изменчивость.** Свойство организма приобретать какие-либо новые признаки, отличающиеся от признаков родителей. У человека в каждом поколении появляется примерно одна сотня новых черт, отличающих потомков от родителей. Изменчивость “работает” на генетическое разнообразие (генетический полиморфизм). В среднем первичная последовательность генома у разных людей различается одной “буквой” на тысячу, а целые геномы, соответственно, ~3 млн. пар нуклеотидов (см **Геном**).

**Изоакцепторные тРНК.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый* и лат. *acceptor* – *принимающий* < *accepto* – *брать, принимать*. Молекулы транспортных (адаптерных) РНК, несущие различные антикодоны, но соответствующие одной и той же аминокислоте. Через них осуществляется реализация принципа “вырожденности генетического кода”.

**Изоантитело.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый*. Антитело, образующееся в ответ на внедрение в организм компонентов чужеродных тканей, полученных у особей того же вида. Изоантитела препятствуют широкому применению белковых препаратов в клинике, с целью замещения мутантных форм белков у людей с генетическими дефектами

соответствующих белков. Например, изоантитела образуются на препараты VIII и IX факторов свёртывания, применяющиеся при заместительной терапии гемофилий. Синоним – *аллоантитело*.

**Изобелки.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый*. Родственные белки. Например, группа белков промежуточных филаментов (ПФ), в состав которых входят четыре типа белков: 1. *Кератины* (цитокератины). 2. Составной тип сходных белков, таких как *виментин* (характерен для клеток мезенхимного происхождения), *десмин* (характерен для мышечных клеток), *глиальный фибриллярный белок* (входит в состав клеток глии – астроцитов и некоторых шванновских клеток) и *периферин* (входит в состав периферических и центральных нейронов). 3. Белки нейрофиламентов (встречаются в аксонах) и 4. Белки ядерной ламины, сходные по строению и свойствам с другими белками ПФ; могут образовывать сополимеры.

**Изовитексин.** От греч. *isos* – *равный*, лат. *vitae* – *жизнь* и греч. *oxys* – *кислый*. Флавоногликозид зелёного овса. Используется в качестве компонента биологически активных добавок (“бадов”) для укрепления нервной системы.

**Изогамия.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Тип полового размножения у простейших и низших растений, при котором половые клетки (мужская и женская гаметы) одинаковы по форме, размерам и физиологическим особенностям, как, например, у улотрикса (*Ulotrix zonata*), или хламидомонад (*Chlamidomonas*). У некоторых изогамных организмов половое размножение протекает без деления на два пола (см. **Анизогамия, Гетерогамия**).

**Изогемагглютинины.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый*, *haima* – *кровь* и агглютинины. Антитела ( $\gamma$ -глобулины) класса IgM (см. **Агглютинины**).

**Изодисомия.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый*, *soma* – *тело* и *-ia* – *условия*. Возникает при нерасхождении хромосом во втором делении мейоза, поэтому обе хромосомы являются точными копиями, т. е. гомозиготны по всем генам (см. **Дисомия**).

**Изолецитальный.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый* и *lekithos* – *яичный желток* (англ. a egg yolk). Буквально, “равномерножелточный”. Например, изолецитальные яйца – яйца, которые содержат небольшое количество желтка в виде мелких гранул, равномерно распределённых по всей цитоплазме.

**Изоляция.** От фр. *isolation* < *isoler* – *лишение связи*. Термин, отражает появление внешних и (или) внутренних факторов, препятствующих свободному скрещиванию особей с разными генотипами в больших популяциях, что снижает пул генов, в котором действует естественный отбор. Простой способ изоляции – географическое отделение потомков, произошедших от общего предка. По Чарльзу Дарвину *изоляция* – важнейшее условие появления новых видов\*.

\*Классический пример из наблюдений, сделанных Ч. Дарвином, – появление на отдельных островах Галапагосского архипелага небольших, изолированных инбредных популяций вьюрков.

**Изоляты.** Малые популяции, в которых представители других групп составляют не более 1 % (см. **Демы, Популяции**).

**Изометрическое сокращение.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый* и *metron* – *мерка*. Сокращение мышц, при котором мышца не может укоротиться и длина мышечных волокон остаётся неизменной, а напряжение их возрастает.

**Изопротеренол.** Симпатомиметический стимулятор  $\alpha$ -рецепторов. Расслабляет гладкие мышцы бронхов. Стимулирует также деление клеток слюнных желёз (действует как фактор роста). В виде гидрохлорида используется в препаратах для купирования приступов бронхоспазма при бронхиальной астме.

**Изотония (изотонические растворы).** От греч. *isos* – *равный, одинаковый* и *tonos* (лат. *tonus*) – *напряжение*. Растворы, осмотическое давление которых такое же, как у плазмы крови. Изотоническим является раствор поваренной соли, содержащий 0,85 г NaCl на 100 г воды.

**Изотоническое сокращение.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый* и *tonos* – *напряжение*. Сокращение, при котором длина волокон укорачивается, а напряжение их остаётся неизменным.

**Изоферменты.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый* и ферменты. Энзимы с одинаковыми функциями, различающиеся первичной структурой и, следовательно, активностью; обычно экспрессируются в разных тканях организма.

**Изохромосомы.** От греч. *isos* – *одинаковый, подобный*. Хромосомы с идентичными плечами. Возникают, когда центромеры расщепляются в другой плоскости. Обозначают буквой *i*.

**Изоцианаты.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый* и цианаты\* – соли и эфиры циановой кислоты. Соединения, которыми избилуют растения семейства крестоцветных, к которому относятся все виды капусты, репа, брюква, турнепс, редька и редис. Установлено, что эти соединения синтезируются в норме в организме человека (особенно *изотиоцианаты*) и предотвращают развитие рака лёгких, выступая как “естественные лекарства”. У людей, склонных к раку лёгких, не работает ген, кодирующий фермент GTSM1, отвечающий за выработку собственных изоцианатов. Считается, что промышленные изоцианаты, попадая в воздух, могут быть факторами развития астмы.

\*От греч. *kyanos* – *тёмно-синий*.

**Изошизомеры.** От греч. *isos* – *равный, одинаковый*, *shizo* – *расщепляю* и *meros* – *часть*. Рестриктазы, узнающие одну и ту же последовательность в ДНК, эффекты которых зависят от характера метилирования этой последовательности.

**Икосаэдр.** От греч. *eikosi* – *двадцать* и *hedra* – *основание*. Один из пяти типов правильных многоугольников. Тело, ограниченное 20-ю

многоугольниками (правильный икосаэдр ограничен 20-ю равносторонними треугольниками). Икосаэдр – основная форма так называемых кубических вирусов.

**Икрон.** Комплекс вирусной оболочки\* у вирусов гепатита В (сывороточного гепатита), содержащий не только вирусные белки, но и определённые элементы сывороточных белков хозяина (так называемые *аллотипные белки*, встречающиеся не у каждого индивида). Если вирус гепатита поражает индивида, у которого нет этих элементов, инфекция сначала протекает в острой форме, а затем появляются антитела, очищающие организм от вируса. Если заражённый организм содержит белки, подобные находящимся в составе вирусной оболочки, иммунная система не узнаёт “пришельца”, что приводит к развитию медленной хронической инфекции без выработки защитных антител.

\*Название этому комплексу, обнаруженному у вируса гепатита В, дал американский генетик Барух Бламберг, предложивший *гипотезу икрона*, объясняющую существование разнородных форм проявления сывороточного гепатита (гепатита В).

**Иктеричный.** От греч. *ikterus* – *желтуха* (*ikterikos* – *относящийся к желтухе, желтушный*). Желтушный (*иктеричный*) цвет лица, например, при гепатите с желтухой.

**Илеит.** От лат. *ileum* – *подвздошная кишка* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление подвздошной кишки (*ileitis*).

**Илеоцекальный.** От лат. *ileum* – *подвздошная кишка* (нижний отдел тонкой кишки, являющийся продолжением тощей кишки и переходящий в слепую кишку) и *caecalis* – *слепая кишка*. Относящийся к подвздошной и слепой кишкам.

**Илеус.** От лат. *ileus* < от греч. *eileos* – *кишечная обструкция*. Нарушение прохождения по кишечнику содержимого. Синоним – *непроходимость кишечника*. Сопровождается острыми болями в животе, рвотой, интоксикацией, дегидротацией.

**Илиум (илиа).** От лат. *ilium* (*ilila*) – *подвздошная кость* (*os ilium*).

**Имагинальные диски.** От лат. *imago* – *образ, изображение, подобие*. Небольшие парные группы (скопления) однородных недифференцированных (эмбриональных) клеток\*, присутствующие на всех личиночных стадиях (обособляются в течение жизни личинок\*\*), из которых в процессе метаморфоза на стадии куколки в результате деления и дифференцировки этих клеток формируются различные ткани и органы\*\*\* взрослого насекомого (*imago*). Например, каждое крыло формируется из имагинального диска крыла, каждая нога – из диска ноги и т.д. Имагинальные диски неактивны на стадии личинки (*larva*), но активируются “гормоном линьки” *экдизоном* (*20-гидроксиэкдизоном*) на стадии куколки (*пура*). Имагинальные диски присутствуют также у личинок немертин и иглокожих. Синоним (неточный) – *гистиобласты* (см. **Гистолитический метаморфоз, Метаморфоз**).

\*Гистологически эти диски представляют собой плоский эпителий, состоящий из одного или нескольких слоёв клеток, которые на личиночной стадии не дифференцированы.

\*\*У высших двукрылых насекомых имагинальные диски отделяются на ранних стадиях эмбриогенеза.

\*\*\*Это говорит о том, что имагинальные клетки весьма жёстко запрограммированы (строго детерминированы).

**Имаго.** От лат. *imago* – *образ, изображение, вид (полный образ существа, истинный облик, а также имитация)*. Дефинитивная стадия (конечная, взрослая фаза) индивидуального развития насекомых\*. Другими словами, взрослая стадия в развитии насекомого, стадия на которой насекомое не растёт и не линяет. На стадии *имаго* насекомые способны к размножению, расселению и переживанию.

Интересно отметить, что у подёнок имагинальная фаза развития (продолжительность жизни имаго) очень короткая, что и отражено в названии “живущие только по одному дню”.

\*И клещей.

**Имаджинг.** От англ. *imaging* – *отображение, образ*. 1. В общем смысле термин обозначает высокотехнологические методы визуализации скрытых объектов в разных областях науки и техники. 2. В клеточной биологии используют термин “*in vivo imaging*”, который обозначает различные технологии визуализации отдельных молекул и молекулярных комплексов в живых клетках (например, с использованием химерных флуоресцентных белков с различными спектрами флуоресценции). Имаджинг внутриклеточных процессов, позволяет проследить траектории передвижения белков и молекулярных структур клетки, т. е. изучать живую клетку изнутри в динамике\* (см. **Флуоресцентные белки**). 3. Нейробиологический термин, обозначающий методики визуализации активности головного мозга. Имаджинг показывает, что в головном мозгу нет бездействующих (“молчащих”) областей, как это считалось ранее.

\*Weijer C. J. Visualizing Signals Moving in Cells // *Science*. 2003. v. 300. p. 87–91.

**Имбецильность.** От лат. *imbecillus* – *немогущий, слабый*. Форма психического недоразвития средней тяжести.

**Имбибиция.** От лат. *in-bibo* (*imbibitus, imbibere*) – *пропитывать* (напитывать), *вбирать в себя*; (*imber* – *ливень, проливной дождь*) и *-ia* – *условия*. Пропитывание геля или какого-либо твёрдого тела жидкостью с увеличением его объёма (набухание), но не ведущее к изменению его химического состава. Вода может проникать в пространство межмолекулярной сети геля (*межмицеллярная имбибиция*), или даже внутрь звеньев цепи (*внутримицеллярная имбибиция*). Имбибиция геля всегда сопровождается выделением энергии, что отличает её от осмотического набухания (см. **Синерезис**).

**Иммерсия.** От лат. *immersus* – *погружение* тела в воду или какую-либо другую жидкость. В микроскопии используют иммерсионное масло для удаления воздуха из пространства между исследуемым препаратом и линзой иммерсионного объектива.

**Иммобилизация.** От лат. *immobilis* – *обездвиживание*, где *in* – *не* (not) и *mobilis* – *движение* 1. Лишение подвижности, например, травмированной конечности. 2. Прикрепление ферментов на носитель (иммобилизованные ферменты, белки).

**Иммортализация.** От лат. *immortalis* – *бессмертный\**. В общем смысле, утрата клетками способности к *апоптозу* и приобретение способности к бесконечной пролиферации в системе *in vitro* (см. **Апоптоз**). Обозначает также первую стадию трансформации клеток в культуре (а, возможно, и в опухолях), приводящую к неограниченному по срокам пролиферативному потенциалу, превышающему “предел Хайфлика”, который для нормальных диплоидных фибробластов в культуре составляет 50–80 делений, после завершения которых наступает необратимая остановка пролиферации – *репликативное старение* и постепенная гибель клеток (см. **Эффект Хайфлика**). Различают *спонтанную* и *индуцированную* иммортализацию. Синоним – *отсутствие репликативного старения*.

\*Интересно отметить, что растение “бессмертник” называют “*иммортель*”.

**Иммунитет\***. От лат. *immunitas* – *неприкосновенность, освобождение, избавление* (*immunis* – *свободный* от чего-либо). Невосприимчивость к инфекционным заболеваниям, токсинам (ядам) и чужеродным агентам\*\*. Иммунная система состоит из двух взаимосвязанных компонентов, образующих две различные формы – *врождённый* и *приобретённый* (адаптивный) иммунитет, которые активируются по-разному. Врождённый иммунитет – это первая линия обороны организма от чужеродных агентов (вирусов и бактерий), заранее подготовленная ещё до встречи организма с опасными инфекциями. Эта линия обеспечивает разрушение и поглощение чужеродных агентов. Она характеризуется также развитием воспалительной реакции, препятствующей распространению инфекции. Если эта линия защиты не справляется, в действие вступает приобретённый иммунитет, основанный на активности В- и Т-лимфоцитов и производящий антитела, а также активирующий киллерные клетки. Приобретённый иммунитет обладает “памятью”, которая позволяет ему оперативно мобилизовать защиту при повторной встрече с чужеродным агентом (см. **Toll-подобные рецепторы**).

\*Происхождение слова *иммунитет* связано со сбором налогов. В Древнем Риме некоторых граждан по разным причинам освобождали от налоговой или другой повинности, которая носила название *munis*, и такого человека называли *immunis*, что означает “свободный от повинности”.

**\*\*“Иммунитет – способ защиты организма от живых тел и веществ, наносящих на себе признаки генетической чужеродной информации”.** Советский иммунолог, акад. Рэм Петров.

**Иммунитет адаптивный\*.** От лат. *adaptare* – *приспособлять*. Иммунитет, который обеспечивается в основном активированными лимфоцитами (В- и Т-лимфоцитами), специфически распознающими конкретные патогены, а также любые чужеродные (поступившие в организм извне) антигены и избирательно атакующими их. Активированные В-лимфоциты синтезируют антитела, связывающие чужеродные антигены (принадлежащие бактериальным, вирусным и другим “агрессорам”). В результате антигены либо разрушаются, либо “метятся”, чтобы стать мишенями для других иммуннокомпетентных клеток. Определённые виды Т-лимфоцитов активируют В-клетки, а также другие Т-лимфоциты, которые и атакуют инфицированные клетки. Кроме того, некоторые В-клетки формируют когорту “клеток иммунологической памяти”, благодаря которым организм, перенесший инфекционное заболевание, становится менее восприимчивым к патогену при повторной встрече с ним. В большинстве случаев, поборов инфекцию, организм приобретает устойчивость к вызвавшему её патогену. По известным причинам яркое исключение составляют вирусы гриппа, которые, меняя свои антигены (генерируя новые штаммы), ускользают от реакций уже обученной и знакомой со старыми антигенами иммунной системы (запасённое впрок оружие оказывается мало эффективным). В результате иммунная система, включаясь в борьбу, борется с прошлой, а не с настоящей угрозой (говоря образно, с ветряными мельницами, как боролся всем известный хитроумный идалго Дон Кихот Ламанчский – главный персонаж одноимённого произведения испанского писателя эпохи Возрождения Сааведра Мигеля де Сервантеса, 1547–1616) (см. **Грипп**). При сбоях в системе регуляции адаптивного иммунитета он может выходить из под контроля и атаковать собственные клетки и (или) белки, что приводит к развитию аутоиммунных заболеваний, таких как ревматоидный артрит, астма, диабет I-типа, рассеянный склероз и другие заболевания (см. **Иммунитет врождённый**. Синоним – *приобретённый иммунитет*).

\*Иммунитет называется *адаптивным* потому, что по ходу развития инфекции система защиты подстраивается под патогенный агент, чтобы эффективнее с ним бороться.

**Иммунитет активный.** Иммунитет, вызванный естественной инфекцией или с помощью введения вакцины. Противовирусные вакцины могут содержать живой, но ослабленный тем или иным способом вирус, или вирус убитый. Вакцины также могут содержать очищенные вирусные белки (антигены) – “сборные вакцины”. Убитые вакцины обычно не стимулируют реакции цитотоксических клеток, а также вызывают более короткий период защиты с меньшей её степенью, и индуцируют меньше IgA-антител. В то же время живые вакцины могут восстанавливать свою

вирулентность (см. **Иммунитет, Иммунная система, Иммунитет пассивный, Иммунитет групповой**).

**Иммунитет врождённый.** Наиболее древняя система иммунитета, возникшая более 1 млрд. лет назад и представляющая собой первую неспецифическую линию обороны многоклеточного организма от инфекционных патогенов.. Обеспечивает мгновенное реагирование на вторжение любых чужеродных агентов (бактерий, вирусов, простейших). В арсенал системы врождённого иммунитета входят различные клетки-фагоциты (моноциты-макрофаги, дендритные клетки, гранулоциты), поглощающие и разрушающие чужеродные патогены (микроорганизмы), а также набор сигнальных (вызывающих сигнал тревоги) и противомикробных веществ – *цитокинов (интерлейкинов и TNF- $\alpha$ )* и других белков, запускающих реакции воспаления (см. **Воспаление**). Иммунный ответ этого типа опосредуется семейством Toll-подобных рецепторов (*TLR*), узнающих о попадании в организм чужеродных агентов и включающих механизмы образования белков-посредников, запускающих воспалительные реакции и активирующих систему медленного адаптивного иммунитета (см. **Иммунитет адаптивный, Toll-подобные рецепторы**).

**Иммунитет групповой.** Иммунитет, вызванный естественной инфекцией или активной искусственной иммунизацией большого числа лиц (группы индивидуумов) в популяции (сообществе) и достаточный для защиты неиммунизированных членов. Такой иммунитет предотвращает передачу (распространение) вируса в популяции. Пассивная иммунизация к групповому иммунитету, как правило, не приводит, поскольку вирусы могут реплицироваться во “входных воротах” и передаваться другим членам популяции.

**Иммунитет гуморальный.** От лат. humor – *жидкость*. Иммунитет, обусловленный наличием в жидкостях тела антител. Эти антитела (иммуноглобулины) образуются в клетках костного мозга – В-лимфоцитах, плазматических клетках и К-клетках\*. Такой иммунитет может быть передан с помощью введения сыворотки иммунного донора нуждающемуся реципиенту.

\*Первая буква от англ. killer – *убийца*.

**Иммунитет пассивный.** Иммунитет, который обеспечивается введением в организм готовых антител (препаратов иммуноглобулинов), что обеспечивает немедленную защиту (см. **Иммунитет, Иммунная система**). В качестве примеров можно привести *антирабаческий иммуноглобулин*, получаемый от доноров-добровольцев и использующийся для предотвращения бешенства у людей, укушенных больными животными, и иммуноглобулин против гепатита В.

**Иммунная система.** От лат. immunitio – *защищая* (immunus – *свободный, освобождённый, нетронутый*). Защитная система, распространяющаяся на все органы и ткани, имеющая диффузный характер представительства, клетки которой буквально “патрулируют”

все потайные “уголки” организма. Отвечает на внедрение в организм чужеродных антигенов (клеток, белков, биологических частиц) образованием специфических защитных белков, локализованных на поверхности или внутри иммунокомпетентных клеток (*специфический клеточный иммунитет*), или растворённых в плазме крови антител (*специфический гуморальный иммунитет*). Главной особенностью иммунной системы по выражению Нильса Ерне\* является способность к распознаванию “образов”. Интересно отметить, что у человека все элементы иммунной системы (клетки и антитела) по массе в совокупности достигают 1 кг.

\*Niels Kaj Jerne, Нобелевская премия, 1984 г.

**Иммунный надзор.** Понятие, означающее *защитный механизм*, который обеспечивает узнавание и уничтожение трансформированных клеток в организме.

**Иммуноглобулины.** От лат. *immunio* – *защищаю*, *globula* – *шарик* и греч. *protein* – *белок*. Общепринятое (номенклатурное) название белков-антител (сокращённо Ig, от англ. *immunoglobulin*). Представляют собой гликопротеины, многие из которых обнаруживаются в плазме крови человека и животных (фракция  $\gamma$ -глобулинов). Выделяют пять классов иммуноглобулинов с различающимися функциями: IgA, IgD, IgE, IgG, IgM. Иммуноглобулины IgA, IgE, IgG и IgM *секретируются* В-лимфоцитами, а IgD не обнаруживается в жидкостях тела, принимая участие только в антигензависимых процессах. В ответ на внедрение в организм вирусов и бактериальных токсинов раньше всех секретируются мощные промоторы фагоцитоза – пентамеры IgM (содержат десять пар НL-цепей). Позднее секретируются димеры IgG, играющие также роль “антител-памяти”. IgG, имеющие небольшие размеры, легко проникают через плацентарный барьер и обеспечивают иммунитет плода и новорождённого. IgA защищают слизистые оболочки желудочно-кишечного тракта и дыхательных путей, а у женщин-роениц присутствуют в молозиве. Наконец, IgE отвечают за развитие аллергических реакций и называются *реагинами*.

**Иммунодепрессанты.** От лат. *immunio* – *защищаю* и *depressio* – *подавление*. В буквальном смысле, *подавители иммунитета*. 1. Лекарственные препараты, подавляющие нормальную реакцию иммунокомпетентных клеток на введение чужеродных антигенов. Применяют при пересадке органов и тканей\*. 2. Различного рода вещества, вырабатываемые опухолями и подавляющие реакции иммунной системы. Обычно существенное подавление иммунитета начинается только после того, как растущая опухоль достигает определённых критических размеров. Синоним – *иммуносупрессанты*.

\*Так с 1980-х годов в операциях по пересадке почек, печени и поджелудочной железы начали и до сих пор применяют иммуносупрессант *такролимус*.

**Иммунологическая память.** Способность иммунной системы запоминать структуру антигенов так, что при повторном их внедрении в организм иммунный ответ возникает быстрее и антител образуется больше, чем при первичном контакте. Другими словами, иммунологическая память – это способность иммунной системы учиться на собственном опыте, закрепляя и усиливая его при повторной встрече с антигенами и инфекционными агентами. Обеспечивается специализированными клетками, образующимися при асимметричном делении Т-лимфоцитов.

**Иммунологическая толерантность.** От лат. *immunio* – *защита* и *tolerantia* – *терпимость*. Отсутствие иммунной реакции на антигены, обусловленное утратой способности отличать “свое” от “чужого”. Может возникнуть также при попадании в организм слишком большой дозы антигена (см. **Толерантность**).

**Иммунокоррекция.** От лат. *immunio* – *защита* и *correctio* – *исправление*. Воздействие на иммунную систему с целью повышения иммунитета или, напротив, с целью угнетения определённых иммунных реакций, например, при аутоиммунных заболеваниях или аллергиях (см. **Иммунодепрессанты, Интерфероны**).

**Иммуноподобные N-CAM\*.** Молекулы адгезии нервных клеток (см. **СAM-белки**). Принадлежат к суперсемейству иммуноглобулинов. Участвуют в образовании связи между нервными клетками, в соединении синапсов, а также при адгезии клеток иммунной системы.

\*Акроним от англ. “neural cell adhesion molecule” – *адгезивная молекула нервной ткани*.

**Иммунопривилегированные органы.** Органы, незаметные для иммунной системы, например, глаза. В таких органах происходит экспрессия Fas-лигандов (Fas-L), активирующих Fas-рецепторы Т-лимфоцитов и приводящая к их устранению. Опухолевые клетки также могут уклоняться от надзора со стороны иммунной системы, экспрессируя Fas-L. Это может приводить к элиминации цитотоксических Т-лимфоцитов.

**Иммуноредактирование.** Явление *иммунного надзора*, в результате которого происходит отбор клонов опухолевых клеток, ускользающих от иммунной системы. Экспериментально продемонстрировано, что опухолевые клетки, полученные от иммунодефицитных мышей и трансплантированные мышам-реципиентам с полноценной иммунной системой легко отторгаются, в то время как опухолевые клетки, полученные от мышей дикого типа, в большинстве случаев сохраняют способность к агрессивному росту в организме мышей-реципиентов.

**Иммунотоксины.** От лат. *immunis* – *свободный* и греч. *toxicon* – *яд*. Иммуноглобулины, к которым присоединены токсины, т. е. производные антител, содержащие сильные токсины, например, рицин или дифтерийный токсин. Используются в клинике с биотерапевтическими целями.

**Иммуносупрессия.** От лат. *immunio* – *защищаю*, *suppressus* – *подавление* и *-ia* – *условия*. Ингибирование определённых звеньев иммунитета организма-хозяина вторгшимся в него паразитом. Такая стратегия поведения характерна для наиболее агрессивных паразитов, обычно убивающих хозяина.

**Иммунофилин.** От лат. *immunio* – *защищаю*, греч. *philia* – *склонность* (*phileo* – *люблю*) и *protein* – *белок*. Белок теплового шока hsp56. Входит в состав цитоплазматических шаперонных комплексов (см. **Рецепторы**).

**Иммуноцитотоксины.** От лат. *immunis* – *свободный*, греч. *kytos* – *клетка* и *toxicon* – *яд*. Рекомбинантные антитела, экспрессирующиеся в виде белка, слитого с цитотоксином.

**Импатия.** От лат. *impatiens* – *не терпящий, не переносящий* и *-ia* – *условия*. Природное чутьё, понимание без слов, например, материнская *импатия*. Имеет глубокий биологический смысл, в противном случае мать не находила бы контакта с бессловесным ребёнком.

**Импетиго.** От лат. *impetigo* < *impeto* – *поражаю*. Некротизирующий фасцит. Острое воспалительное, гнойничковое заболевание кожи, вызываемое стрептококком группы А (*Streptococcus pyogenes*) (см. **Стрептококки**).

**Имплантация.** От лат. *in* – *в* и *plantatio* – *“сажание”, посадка*. 1. Вживление протеза, органа с реабилитационными или терапевтическими целями. 2. Прикрепление зародыша к стенке матки (эндометрию) у плацентарных животных.

**Импортины.** От англ. *import* – *ввоз товаров* и греч. *protein* – *белок*. Специальные транспортные белки-рецепторы (*импортины*  $\alpha$  и  $\beta$ ), осуществляющие перенос (перемещение) внутрь ядра кариофильных белков (в общем, карго с сигналом *ядерной локализации*). Формируют гетеродимерный комплекс (рецептор), состоящий из  $\alpha$ - и  $\beta$ -импортинов, который связывается с сигнальным пептидом NLS (англ. *nuclear localization sequences\**) – *кариофильной последовательностью* импортируемого белка (кариофильным сигналом). Такой комплекс закрепляется на цитоплазматических филаментах порового комплекса и затем проходит через *транспортёр*. В ядре комплекс связывается с малой ГТФазой (белком Ran, связывающим GTP), в результате чего кариофильный белок освобождается (см. Ченцов Ю. С. **Введение в клеточную биологию**, 2005).

\*Русский эквивалент – *ядерный локализационный сигнал* (ЯЛС); содержит фибриллярную группу, состоящую из 5–7 основных аминокислот (с преобладанием лизина и аргинина), которая локализуется со стороны С-конца белка (может также локализоваться в любом месте белка). Импортины связываются с ЯЛС и инициируют импорт белка в ядро (см. **Кариофильный сигнал, Транспортёр, Нуклеоплазмин**).

**Импregnация.** От позднелат. *impregnatio* – *наполнение*. Методика гистологического окрашивания, основанная на пропитывании

биологической ткани, клеток красителями, например, тяжёлыми металлами (серебром, осмием).

**Импрессинги\***. От англ. *impressed* – *впечатлённый чем-либо* < лат. *impressio* – *впечатление*. Факторы, возбуждающие жизнеопределяющие впечатления, т. е. воздействующие на разных уровнях, в том числе и на физиологическом уровне.

\*Понятие *импрессинг* ввёл в науку советский генетик В. П. Эфроимсон (ветеран ВОВ и выдающегося мужества человек, попавший под пресс “Лысенковщины”).

**Импрессории**. От лат. *impressio* (англ. *impression*) – *вдавление, тиснение, отпечаток*. Тип всасывающей структуры у лишайников, представляющий собой боковые выросты микобиотов, которые в отличие от *гаусторий* не разрушают клеточную оболочку водоросли, а только вдавливают её. Импрессории в больших количествах образуются у лишайников, обитающих в сухих местах.

**Импринтинг**. От англ. *imprinting* – *запечатление, впечатывание* (оставляющее след) < *imprint* – *отпечатывать, оставлять след*. 1. Термин из арсенала *этологии* – науки о поведении животных (включая и психологию животных). В общем смысле – превращение в устойчивую программу поведения некоего образа, впечатления, воспринятого в определённый период развития организма. Другими словами – фиксация в памяти у детёнышей животных, птенцов птиц и молоди рыб конкретной информации об окружающей обстановке, некоторых внешних объектах\*. Протекает этот процесс “научения” необычно быстро в течение так называемого “критического периода” и часто необратим. Например, *фаза запечатления*, приводящая к реакции следования у выводковых птиц, заканчивается через 12–24 ч после вылупления из яйца. 2. Этот термин также использует эпигенетика, поскольку у млекопитающих и птиц существует *половой импринтинг*. (см. **Эпигенетика, Импринтинг геномный, Импринтинг генов (половой)**).

\*Открытие явления *импринтинга* принадлежит австрийскому зоологу и этологу (врачу по образованию) Конраду Лоренцу (1903–1983), изучавшему поведение серых гусей. За исследование проблемы Лоренц даже получил прозвище “Гусиный отец”. Однако китайцы на протяжении нескольких тысячелетий используют явление импринтинга для выращивания и воспитания бакланов-рыболовов. Они также издавна используют только недавно открытый наукой “метод обучения наблюдением”.

**Импринтинг генов (половой)**. От англ. *imprinting* – *запечатление* < *imprint* – *запечатлевать, отпечатывать, оставлять след*. Различие в функционировании генетического материала, полученного от матери и отца, в котором нет никакого видимого резона и пользы для организма, если не учитывать особенности формирования плаценты\* (см. **Плацента**). Явление, характерное только для плацентарных млекопитающих и покрытосеменных растений (имеющих триплоидный эндосперм); его нет

у яйцекладущих и у сумчатых животных (Haig D., Westoby M., *American Naturalist*, 1989). В основе полового импринтинга лежит различный характер экспрессии отцовских и материнских генов в эмбриональный период развития организма, а в некоторых случаях и во взрослом состоянии. Связано это с дифференциальной модификацией различных участков хромосом ещё на стадии образования мужских и женских половых клеток. Такая молекулярная модификация приводит к тому, что материнская и отцовская хромосомы в зиготе становятся функционально различными (диверсифицированными) (см. **Гены диверсифицированные**). Предполагается, что с биохимической точки зрения *импринтинг* – это следствие различий в степени метилирования по цитозину (Ц, С) разных хромосом. Классическим примером молекулярного импринтинга является экспрессия у мыши гена IGF-II\*\* (ген *инсулиноподобного фактора роста II*) только с отцовской хромосомы, а его рецептора IGFR-II только с материнской хромосомы (Haig D., Graham S., *Cell*, 1991). У человека это происходит таким же образом (см. **Синдром Беквита-Видемана**). Геномный анализ ДНК у ирландцев, представляющих относительно изолированную популяцию, возникшую 1100 лет назад и берущую начало от небольшого числа первых переселенцев (~8–20 тысяч человек), выявил редкую мутацию, при которой наследование мутации по материнской линии приводит к повышенной активности щитовидной железы, в то время как наследование от отца, напротив, к пониженной. Синонимы – *геномный импринтинг, молекулярный импринтинг* (см. **Геномный импринтинг**).

\*У диплоидных организмов обычно функционируют оба аллельных гена (*биаллельная экспрессия*). В то же время есть гены, проявление которых в признаке зависит от их исходного происхождения (материнского или отцовского). Пока не найдено приемлемое биологическое объяснение этому странному феномену, кроме надуманной “теории полового антагонизма”, или, иначе, “теории эгоистичных генов”.

\*\*IGF-II в значительной степени отвечает за регуляцию скорости роста эмбриона.

**Импринтом (imprintome).** От англ. imprinting – *запечатление* и om – *совокупность* (по аналогии с термином “геном”). Совокупность всех диверсифицированных импринтированных генов организма, например, the human imprintome.

**Инаппарантная инфекция.** От лат. in-apparentia – *без проявления*. Инфекционное заболевание, при котором инфекционный агент размножается без явных признаков заболевания. Другими словами, инфекция без клинических проявлений.

**Инбридинг.** От англ. inbreeding, где in – *в, внутри* и breeding – *разведение* (breed – *порода*). Близкородственное скрещивание (скрещивание при генетическом родстве), приводящее к унаследованию определённых комбинаций аллелей, т. е. увеличивающее число одинаковых аллелей и проявление рецессивных генетических признаков

и заболеваний\*. Именно поэтому в культуре многих народов запрещены близкородственные браки. Наиболее тесная форма инбридинга – *самооплодотворение*. Методом инбридинга выведены многие современные породы домашнего скота (например, длинношёрстные быстрорастущие овцы суффолкской породы, Англия). Примером человеческих инбредных популяций могут служить современные американские *амиши\*\**, имеющие, благодаря бракам только внутри единоверцев, высокую частоту одинаковых аллелей и страдающих рядом заболеваний, проявляющихся со значительно более высокой частотой, чем в среднем в популяциях с аутбридингом (см. **Аутбридинг**, **Кроссбридинг**). Например, установлено, что спорадические формы *панкреатического агенеза\*\*\** чаще наблюдаются у детей, рождённых в браках между двоюродными братом и сестрой, не имеющих никаких симптомов заболевания, и связаны с одинаковой однонуклеотидной заменой (A→G) в дистальном энхансере транскрипционного фактора PTF1A, расположенного в 10-ой хромосоме. При этом такой энхансер не может связываться с соответствующим транскрипционным фактором и, тем самым, включать ген-мишень (см. **Энхансеры**). Синонимы – *инцухт* (используется в растениеводстве) и *эндогамия*.

\*Одним из первых исследователей близкородственного скрещивания был американский генетик Сьюэлл Райт (S. Wright, 1889–1988), который изучил 23 поколения морских свинок и установил различия между “семьями”, усиленные инбридингом. Обычно большинство новых мутаций рецессивны и в гетерозиготах не проявляются. Инбридинг является тем *проявителем*, при котором в зиготе объединяются два одинаковых мутантных аллеля.

\*\*Консервативная секта меннонитов (Amish Mennonites), основанная в 1690 г. в Швейцарии священником Якобом Амманом, члены которой бежали от гонений в 1714 г. в Америку. Отличаются крайним консерватизмом жизни, стараются жить так, как жили их предки 300 лет назад, носят такую же одежду, используют ту же утварь, ездят на таких же конных тележках, производят продуктов столько, сколько потребляют сами – без излишков.

\*\*\*Неправильное развитие поджелудочной железы, сопровождающееся тяжёлым инсулинозависимым диабетом у детей.

**Инвагинация.** От лат. in – в и vagina – *ножны, влагалище*, перен. *шелуха, кожица*. 1. Образование на цитоплазматической мембране клатриновых ямок в процессе эндоцитоза (в *клеточной биологии*). 2. Одна из форм образования гастрюлы путём впячивания (вталкивания внутрь) стенки бластулы за счёт высокой интенсивности деления клеток анимальной области яйца (например, у амфибий). 3. Процесс сворачивания слоя клеток с образованием трубки (например, нервной трубки) или канавки (в *эмбриологии*).

**Инвазивность.** От лат. invasio – *вторжение*. 1. Способность паразитов и возбудителей инфекций проникать в организм. 2. Агрессивное

распространение (проникновение в окружающие ткани и органы опухолевых клеток, или другими словами, *инфильтрация* нормальных тканей раковыми клетками) (см. **Инвазия**).

**Инвазивные виды.** Виды, завоёвывающие, колонизирующие какую-либо территорию с разрушительными для традиционных экосистем результатами. Примером может служить инвазия нутрии в болотистые экосистемы Северной Америки.

**Инвазивные методы.** От лат. *invasio* – *вторжение*. Инструментальные методы диагностики, такие как, например, *лапороскопия*, требующая проколов брюшной стенки (внедрения в ткани, в организм).

**Инвазины.** От лат. *invasio* – *нашествие, нападение, вторжение*. Факторы вирулентности, участвующие в проникновении облигатных возбудителей в клетки организма-хозяина (см. **Инвазия**).

**Инвазия.** От лат. *invasio* – *нашествие, нападение, вторжение* и *-ia* – *условия*. 1. В общеупотребительном значении *инвазия* – заражение глистами (глистная инвазия) или другими паразитами (см. **Гельминтоз**). 2. Процесс, приводящий к поглощению клетками организма-хозяина облигатных патогенных микроорганизмов, которые вне клеток не способны размножаться. Иницируется самими возбудителями при участии факторов вирулентности *инвазинов*. 3. Проникновение бактерий в ткани с последующим их воспалением. Инвазия обеспечивается ферментами, секретируемыми инвазивными бактериями. К таким ферментам относятся: *коллагеназа, гиалуронидаза, коагулаза, протеаза*, разрушающая иммуноглобулин А и *лейкоцидины* (см. **Инвазины, Коагулаза, Коллагеназа, Гиалуронидаза, Лейкоцидины**). 4. Нашествие чужеродных видов, нарушающих сложившиеся экосистемы (см. **Инвайдеры**). 5. Термин также относится к описанию характера опухолевого роста – *инвазивный рост* опухоли – рост, характеризующийся проникновением раковых клеток в соседние ткани. 6. Агрессивное проникновение ворсинок хориона в эндометрий матки у беременной самки (женщины) (см. **Синцитиальный трофобласт, Хорионические ворсинки**).

**Инвайдеры.** От лат. *invasio* – *нашествие*. Чужеродные виды организмов, чаще насекомые\*, приживающиеся в результате непреднамеренного завоза в новых условиях, на новых территориях, и нарушающие сложившиеся аборигенные экосистемы. Синоним – *интродуценты*.

\*Например, уссурийские жуки-короеды (полиграфы), поражающие ельники в Сибири.

**Инвариантность позиций.** Буквально, неизменность. Явление, характерное для первичной структуры тРНК, абсолютное большинство которых (> 95%) содержат в определённых позициях одинаковые нуклеотиды.

**Инверсия\***. От лат. *inversio* – *перестановка*. 1. Изменение в структуре хромосомы, возникающее за счёт обращения (поворота) хромосомного фрагмента (или участка ДНК хромосомы) на 180°, что приводит к изменению порядка расположения в ней генов. Так при исходном расположении генов АБВГДЖИ, получаем АЖДГВБИ. При гетерозиготных инверсиях во время мейоза инвертированная хромосома и её не инвертированный гомолог могут обернуться друг вокруг друга и в результате последующего кроссинговера образовать хромосомы с отсутствующими и лишними генами.

\*Инверсии обозначаются символом IN.

2. Расщепление сложных сахаров на простые, или дисахаридов на моносахариды (монозы).

**Инвертаза**. От лат. *inversio* – *перестановка* (*invertere* – *обращать*) и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент-гидролаза, расщепляющий сахарозу (тростниковый сахар) на глюкозу и фруктозу. Синоним – *инвертин*.

**Инвертированные повторы**. От лат. *inverto* – *переворачивать, перевёртывать*. Копии одной и той же последовательности ДНК в составе одной молекулы, находящиеся в противоположной ориентации. Простые перевёртыши в одной и той же нити, читаемые одинаково в разных направлениях, называются *палиндромами* (см. **Палиндромы**). Инвертированные последовательности в одноцепочечных ДНК или РНК за счёт комплементарного спаривания могут формировать структуры, получившие название **шпильки**.

**Инвертированные терминальные (концевые) повторы**. От лат. *inverto* – *переворачивать, перевёртывать* и *terminus* – *пограничный* (расположенный на границе). Короткие идентичные последовательности ДНК, расположенные в противоположной ориентации на концах некоторых транспозонов.

**Инволюкрин**. От лат. *involutio* – *обратное развитие, свёртывание* и греч. *krino* – *отделяю*. Белок эпидермиса кожи. У человека обнаружены уникальные разновидности этого белка, отличающиеся от инволюкрина шимпанзе и обеспечивающие коже человека, наряду с особыми вариантами кератинов, более высокую прочность и водостойкость. По-видимому, эта особенность эволюционно способствовала (как и увеличение числа *мерокриновых* потовых желёз) развитию у человека безволосой кожи примерно 1,6 млн. лет назад (возможно, у вида *Homo ergaster*) (см. **Кератины, Мерокриновый (мерокриновый), Эпидермис**).

**Ингибин В**. От лат. *inhibeo* – *останавливаю, подавляю*. Гормон, участвующий в регуляции процесса сперматогенеза. Вырабатывается в семенниках канальцевыми клетками Сертоли в условиях активно протекающего сперматогенеза (см. **Сертоли клетки, Сперматогенез**). Попадая с током крови в головной мозг, ингибин подавляет выработку гипофизом гонадотропинов, таких как фолликулостимулирующий

и лютеинизирующий гормоны, которые отвечают за синтез тестостерона интерстициальными клетками Лейдига семенников и стимулируют сперматогенез (см. **Клетки Лейдига, Интерстициальные клетки**).

**Ингибиторы созревания.** От лат. *inhibeo* – *останавливаю*. Общее название фармакологических препаратов нового типа\*, влияющих на позднюю стадию жизненного цикла вируса. Эти препараты направлены на подавление активности вирусных *протеиназ*, в частности, ВИЧ-протеиназы, в результате чего последняя не может расщеплять в определённом месте GAG-белок с образованием трёх фрагментов, в том числе белка, образующего конусообразную сердцевину вирусного капсида\*\*, белка SP1 и белка, входящего в состав нуклеокапсида.

\*Одним из таких препаратов является производное бетулиновой кислоты под названием *PA-457* (см. **Бетулин**).

\*\*Серцевина ВИЧ содержит нуклеокапсид и обеспечивает правильную упаковку вирусного генома, состоящего из двух молекул одноцепочечной РНК.

**Ингибиторные факторы пролиферации клеток.** От лат. *inhibeo* – *останавливаю*. Факторы, подавляющие пролиферацию клеток в культуре (см. От лат. *inhibeo* – *останавливаю*.. **Пролиферация**). Из питательной среды, кондиционированной покоящимися фибробластами мыши линии 3Т3 и эмбриональными фибробластами мыши, выделены несколько факторов, в том числе фактор, состоящий из двух полипептидов (10 и 13 kDa), и термолабильные факторы (15 и 40 kDa), подавляющие пролиферацию фибробластов, стимулированных митогенами.

**Инделы.** От англ. *indels* – *Insertions/Deletions* – *инсерции* (вставки) и *делеции* (выпадения). Термин используется для обозначения отличительных вариаций, присутствующих в геномах и характерных для различных человеческих популяций. Инделы вносят изменения в эталонный геном человека и могут служить генетической подоплёкой различных заболеваний.

**Индузии.** От лат. *indusium* – *верхняя туника*. Небольшие выросты на поверхности листа (покрывальца) у папоротников, защищающие спорангии (см. **Сорусы**).

**Индузиум.** От лат. *indusium* – *верхняя туника*. Скопление клеток серозной оболочки вблизи переднего полюса яйца, из которых формируются дополнительные зародышевые оболочки (кроме амниона и самой серозы) у насекомых.

**Индукторы.** От лат. *inductor* – *возбудитель*. Молекулы, вызывающие повышенное образование ферментов, участвующих в метаболизме этих молекул. Синоним – *эвокаторы*.

**Индукция.** От лат. *inductio* – *наведение* (*введение, ввод*).  
1. Способность бактериальных и дрожжевых клеток включать синтез определённых ферментов в ответ на появление в среде соответствующих метаболических субстратов. Осуществляется путём взаимодействия молекулы индуктора с регуляторным белком. Другими словами,

включение транскрипции гена путём связывания молекулы-индуктора с регуляторным белком. 2. Включение потенций эмбриональной (зародышевой) ткани к дифференцировке при воздействии на неё морфогенетических факторов (индукторов, или эвокаторов). Синоним (устар.) – *эвокация*\*.

\*От лат. *evocatio* – *призыв, вызов, вызывание*.

**Индукция профага.** От лат. *inductio* – *наведение*. Процесс, приводящий к выходу профага из генома клетки-хозяина и наступлению литической (инфекционной) фазы фагового цикла.

**Индустриальная биология.** Биология крупномасштабных исследований, как правило, геномных. Одно из самых продвинутых направлений – это анализ экспрессии генов на олигонуклеотидных чипах.

**Индуцибельные ферменты.** От лат. *inductor* – *возбудитель* и англ. *able* – *способный*. Ферменты, скорость образования которых возрастает в присутствии индукторов.

**Индуцируемый гипоксией фактор 1α (HIF-1α).** Hypoxia Inducible Factor – транскрипционный фактор, экспрессирующийся в условиях низкого содержания кислорода (гипоксии) и управляющий экспрессией ряда генов, связанных с адаптацией организма к гипоксии. Способен активировать более 40 генов, обеспечивающих рост и развитие кровеносных сосудов (ангиогенез). В регуляции индукции HIF-1α принимает участие киназа P13 (P13K) (см. **Киназа P13**). Представляет собой также фактор васкуляризации солидных опухолей.

**Индуцируемый гипоксией фактор 2α (HIF-2α).** Внутри тибетской популяции народности шерпа (шерпов), обитающей на высоте более 4000 м над уровнем моря, распространена редкая разновидность гена HIF-2α, позволяющая коренным жителям восточного Непала и прилегающих районов Индии избегать высотной болезни и связанной с ней хронической гипоксии (адаптивный признак, обеспечивающий увеличение содержания эритроцитов в крови). Считается также, что у шерпов гемодинамические (реологические) показатели крови в два раза лучше, чем у остальных людей (см. **Неандертальцы**).

**Инквилин.** От англ. *inquiline* < лат. *inquilinus* – *квартирант, пришлый*. 1. Животное-сожитель (сожительствующее в чужом галле, гнезде или норе). 2. В ботанике – интродуцированное (введённое) растение, ставшее местным (см. **Инквилинизм**).

**Инквилинизм.** От лат. *inquilinus* – *квартирант, пришлый*. Межвидовые взаимодействия – особая форма паразитизма, основанная на проникновении в чужие обиталища (например, кладка кукушками своих яиц в чужие гнёзда\*), или в чужие галлы, как это делают некоторые насекомые. Именно потому такие организмы получили название *инквилины*, а также “насекомые-кукушки”.

\*Интересно отметить, что кукушки никогда не знают своих биологических родителей.

**Инклюзы.** От лат. *inclusio* – *заключение*. Особая форма сохранности ископаемых организмов (насекомых, других членистоногих, а также растений), заключённых в смолистые вещества (янтарь, битум).

**Инкремент.** От лат. *incrementum* – *увеличение*. Увеличение, прирост, возрастание, например, функции органа.

**Инкреты.** От лат. *in* – *в* и *cretio* – *отделение, выделение*. Синоним слова *гормоны* (см. **Гормоны**).

**Инкреция.** От лат. *in* – *в* и *cretio* – *отделение, выделение*. Внутренняя секреция. Синоним – *эндокринная секреция*.

**Инкрустация.** От лат. *incrustatio* < *incrustare* – *покрывать*, где *in* – *внутри*, греч. *crusta* – *корка* и *-ia* – *условия*. Процесс включения внутрь клеточной оболочки особых веществ. Так инкрустация растительной клеточной оболочки полимером с фенольными свойствами *лигнином* (полимером кониферилового спирта) повышает её устойчивость и прочность (особенно на сжатие) и приводит к одревеснению (процессу *лигнизации* клеток) (см. **Лигнин**). К инкрустирующим веществам также относятся дубильные полимерные соединения из группы танинов, например, *катехин* древесины акации (см. **Танины**). Инкрустировать клеточную оболочку могут и зольные вещества ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{CaCO}_3$ ).

**Инкурабельный.** От лат. *in* – *не* и *curgo* – *заботиться, лечить*. Неизлечимый. Напротив, *курабельный* – *излечимый*.

**Инициация.** От лат. *initiatio* < *initium* – *начало*. 1. Первая фаза *трансляции* (см. **Факторы инициации**). 2. Стадия канцерогенеза, на которой происходят одна или несколько мутаций ДНК в онкогенах или антионкогенах (см. **Промоция**).

**Инозин.** От греч. *inos* (*ines*) – *мускул, мускульное (мышечное) волокно*. Азотистое основание – *нуклеозид* (рибозилгипоксантин) – продукт превращения (дезаминирования) аденозина в цепочке: аденозин → инозин → гипоксантин → мочевая кислота. Синоним – *рибоксин*.

**Инозит.** От нем. *Inosit* < греч. *inos* – *мускульное волокно*. Название одного из витаминов группы В, представляющего с химической точки зрения шестиатомный циклический спирт. Содержится во многих животных и растительных тканях, входит в состав глицеролипида *фосфатидилинозита*. Синоним – *миоинозитол*.

**Инокомма.** От греч. *inos* – *мышечное волокно* и *komma* – *интервал*. Участок миофибриллы между двумя дисками Z, иначе, *саркомер* (см. **Саркомер**).

**Инокуляция.** От англ. *inoculatio* – *введение, внесение живой культуры* < лат. *inoculatum* (*inoculatus*) – *делать прививку, прививать* < *inoculo* (*in oculus*) – *буквально, в глаз*. Засев, заражение, прививка. 1. Внесение в организм возбудителя болезни (или антигена) подкожно или в кровь с помощью инъекции или скарификации для профилактических, лечебных, а также экспериментальных целей. Например, введение вирусных агентов в высоковосприимчивые к заболеванию органы или ткани с целью выяснения их патогенности. 2. Посев инфекционного

материала (культуры) в питательную среду. 3. Распространение болезни путём перенесения возбудителя. *Инокулят* – посевная культура, посевной материал (в микробиологии).

**Инотропный.** От греч. *ines* – *мышца* и *tropos* – *поворот*. Фактор, изменяющий силу сокращения мышцы. Например, *инотропное* действие вегетативной нервной системы на сердечную мышцу (миокард).

**Инсайт.** От англ. *insight* – *понимание, проницательность*. Термин из этологии, означающий *понимание* или *постижение*, на котором основывается высшая ступень приобретаемого в результате обучения поведения и которое встречается только у самых развитых представителей позвоночных животных. Инсайт лежит в основе планомерных действий (создания новых комбинаций действий, которые оцениваются и сравниваются “в уме”), особенно при использовании в качестве орудий различных предметов, как, например, это делают шимпанзе.

**Инсектофилия.** От лат. *insectum* – *насекомое* и греч. *philia* – *склонность*. Перекрестное опыление при участии насекомых. Синоним – *энтомофилия*.

**Инсерция\*.** От англ. *insertion* < лат. *insertio* – *вставка, постановка*. 1. Структурное изменение ДНК (абберация), характеризующееся вставкой одного или нескольких новых оснований, включающихся между двумя старыми основаниями. Инсерцией также называют вставку хромосомного фрагмента (участка) или мобильного генетического элемента (МГЭ). Например, *инсерция* мобильного генетического элемента МДГ4 у дрозофилы. Инсерции обнаруживаются благодаря присутствию в ДНК дополнительных пар оснований. Для обозначения инсерционного бактериального транспозона, кодирующего только необходимые для транспозиции генетические функции, используют сокращение IS (“*insertion sequence*”). Синоним – *вставка* (вставка ДНК) (см. **Мобильные генетические элементы (МГЭ)**). 2. В ботанике и зоологии – *место прикрепления*.

\*Инсерции обозначаются символом  $\Omega$  (греч. буквой *омега*,  $\omega$ ).

**“In situ”.** От лат. *in* – *в* и *situs* (*situm*) – *расположенный, лежащий* (англ. *a site* – *позиция*). Буквально, в каком-либо положении, “*на месте*”. Выражение используется для обозначения местоположения структуры, или проведения манипуляции. Например, окраска *in situ*.

**Инсомния (insomnia).** От лат. *in* – *в* данном случае частица отрицания “*не*” и *somnos* – *сон*. Расстройство, нарушения сна, часто неправильно называемые бессонницей. При бессоннице у человека возникает искажённое восприятие собственного сна, вплоть до крайнего варианта – агнозии сна (неузнавание сна), которое в международной классификации расстройств сна называют *псевдоинсомнией* (см. **Фатальная семейная инсомния (ФСИ)**). Синоним – *асомния*.

**Инспирация.** От лат. *in* – *в, внутрь, на* и *spiro* – *дышать, жить*. Акт вдоха. Совершается вследствие увеличения объёма грудной полости в трёх

направлениях – вертикальном, сагиттальном и фронтальном. Синоним – *ингаляция*.

**Инспираторный.** От лат. *in – в, внутрь, на* и *spiro – дышать, жить*. Относящийся к вдоху.

**Инсписсация.** От англ. *inspissation – сгущение, уплотнение*. Процесс повышения плотности, сгущение раствора при испарении растворителя, уменьшение текучести.

**Инстилляция.** От лат. *instillatio – стекание каплями*. Закапывание. Стеkanie жидкости внутрь органа, сосуда.

*Область инстинкта – точка,  
область разума – вся Вселенная.*

**Инстинкт.** От лат. *instinctus – спрятанное жало* (т. е. то, что в скрытой форме заложено природой), *побуждение к действию, внушение, а также наитие и вдохновение*. 1. Как биологический термин слово “инстинкт” означает совокупность врожденных актов поведения, свойственных данному виду животных (генетически наследуемое поведение, например, поведение молодых пчёл при строительстве сот, или поведение осы-наездника при нападении на свою жертву). Эти сложные формы поведения неизменны на протяжении огромных промежутков времени и сохраняются из поколения в поколение. 2. В более широком и общепринятом смысле, инстинкт – *подсознательное чувство или внутреннее чутьё*, например, *инстинкт самосохранения*. Следует отметить, что, скорее всего, в поведении людей инстинктов не меньше, чем у животных\*, а обучение только увеличивает диапазон интуитивных возможностей нахождения верных решений, что, в свою очередь, увеличивает конкурентоспособность индивида.

\*Согласно американскому лингвисту Ноаму Хомски (Noam Chomsky, р. 1928), основоположнику генеративной универсальной грамматики и теории формальных языков, даже способность к разговорной речи является не только продуктом культуры, но и врождённых инстинктов, и эта способность как бы вложена в структуры головного мозга, т. е. имманентна ему. Другими словами, мозг генетически предрасположен к усвоению языка и использованию речи.

**Инструктивный апоптоз.** Апоптоз, который инициируется специальными рецепторами, образующими между собой тримеры\* (олигомеры) и относящимися к семейству молекул, получивших образное название “рецепторы смерти”. В эту группу входят Fas-рецепторы (APO-1, CD95), TNF-рецепторы первого типа (TNFR1 или CD120a) и DR-3(4,5,6) (*death receptors*). Цитоплазматическая (эфферентная) часть рецепторов содержит “домены смерти” – структурные блоки, способствующие гомотипической олигомеризации. В результате такой олигомеризации рецепторы формируют многокомпонентные белковые комплексы с особыми адаптерными белками, такими как FADD\*\* и TRADD. За счёт

других доменов, таких как DED-домены, рекрутируется регуляторная прокаспаза 8\*\*, а также дополнительные молекулы (прокаспазы 10, CAP3), запускающие апоптоз. В таких комплексах, называемых DISC\*\*\*, происходит самоактивация прокаспазы 8, что на следующем этапе приводит к активации каспазы 3, в свою очередь активирующей каспазы 6 и 7, действующие на субстраты апоптоза (см. **Апоптоз, Субстраты апоптоза**).

\*Лиганды этих рецепторов, т. е. молекулы, которые они связывают, являются белки Fas, TNF- $\alpha$  (или фактор некроза опухолей, ФНО), TRAIL. Именно эти рецепторы обладают тримерной конфигурацией.

\*\*FADD называют *универсальным адаптером*, а прокаспазу 8 – *универсальным триггером* инструктивного апоптоза.

В 2006 г. Пол Хергенротер (Paul J. Chergenrother) из Иллинойского университета с помощью компьютерного скрининга нашёл синтетическое соединение, активирующее прокаспазу, обычно “молчащую” в раковых клетках. В результате у клиницистов появилась возможность активировать процесс самоубийства опухолевых клеток, который они успешно обходят, становясь по сути бессмертными и, тем самым, нанося убийственный вред организму, несущему такие клетки.

\*\*\*DISC – *death-inducing signaling complex*.

**Инсудат.** От лат. *insudo* – *выпот*. Жидкость, вызывающая отёк стенки кровеносного сосуда.

**Инсулин.** От лат. *insula* (*insulae*) – *островок* и *protein* – *белок*. Пептидный гормон, секретлируемый бета-клетками островков Лангерганса\*, расположенными преимущественно в каудальной (хвостовой, или селезёночной) части поджелудочной железы (см. **Лангерганса островки**). Синтезируется в виде предшественника (*препрогормона, проинсулина*), претерпевающего процессинг с удалением из центральной части молекулы С-пептида\*\*. Молекула инсулина состоит из двух цепей – А-цепи (21 аминокислотный остаток) и В-цепи (30 аминокислотных остатков), соединённых двумя дисульфидными мостиками. Кроме того, в А-цепи присутствует внутренняя дисульфидная связь\*\*\*. Гормон, регулирует многочисленные функции в организме, из которых главной является обмен углеводов. Комплекс рецептор/инсулин стимулирует многие внутриклеточные процессы, в том числе синтез ключевых ферментов обмена углеводов, таких как гексокиназа, пируваткиназа, гликогенсинтетаза и др. Способствует внутриклеточному транспорту и утилизации глюкозы (в том числе за счёт стимуляции *гликогеногенеза* печени), биосинтезу белков, образованию и накоплению нейтральных липидов (липогенез) и снижению скорости продукции глюкозы печенью. В жировой и мышечной тканях, а также в кардиомиоцитах инсулин, при увеличении концентрации глюкозы в крови выше 5мМ, запускает процесс продвижения к плазмалемме (с последующим слиянием с ней) внутриклеточных везикул, несущих переносчик глюкозы GLUT4. В результате увеличения числа молекул

переносчика в плазмалемме возрастает скорость проникновения глюкозы внутрь клеток (в 15 и более раз!). При снижении уровня глюкозы падает и уровень инсулина (в норме), в результате чего большинство молекул GLUT4 удаются с поверхности клетки, переходя снова во внутриклеточные везикулы. Физиологический расход инсулина составляет 0,5–1 ед. в сутки на 1 кг массы тела. В клинической практике инсулин применяется парентерально для лечения сахарного диабета первого типа\*\*\*\*.

\*От этой *островковой* ткани гормон и получил своё название. Следует отметить, что в процессе эмбриогенеза первый инсулин синтезируется клетками слюнных желёз. В 1922 г. канадский врач-хирург и физиолог Фредерик Грант Бантинг\*\*\*\*\* (1891–1941), а также студент-дипломник Чарльз Герберт Бест, который был помощником у Бантинга, выделили из поджелудочной железы фактор, обладающий *мощным гипогликемическим действием*, и назвали его инсулином. Уже осенью 1923 г. (что беспрецедентно!) Бантинг получил Нобелевскую премию по физиологии совместно с руководителем лаборатории в Торонто, в которой проводил опыты на собаках, шотландцем по происхождению Джоном Ричардом Маклеодом, который, по большому счёту, к открытию имел лишь косвенное отношение. На самом деле номинантом премии должен был быть не Маклеод, провозгласивший в июле 1923 г. об открытии инсулина, а четвёртый участник – биохимик Джеймс Коллип, который и научился выделять из экстрактов поджелудочной железы активное вещество, и именно он начал проводить успешные медицинские опыты на детях больных диабетом, а в последствии – к вящему недовольству Бантинга – весь проект по получению инсулина взял в свои руки.

\*\*От англ. connecting – *связующий*. Процессинг осуществляет кальций-зависимая эндопептиза бета-клеток (эндопептидаза инсулоцитов).

\*\*\*Точную первичную аминокислотную последовательность (первичную структуру) молекулы инсулина расшифровал в 1955 г. английский биохимик Фредерик Сэнгер (Сенджер) (Sanger F., Нобелевская премия, 1958 и 1980 гг.).

\*\*\*\*В клинической практике в настоящее время используются различные формы и виды инсулинов – пролонгированного и короткого действия. Например, НовоРапид (NovoRapid) – аналог человеческого инсулина короткого действия, в котором вместо пролина в положении 28 В-цепи стоит аспарагиновая кислота, что способствует ускорению процесса всасывания инсулина из подкожно-жировой клетчатки. Такой аспарт-инсулин не образует димеры и гексамеры, характерные для растворов обычного инсулина. Создаётся также принципиально новое поколение инсулинов, например, *свехпролонгированный инсулин*, *ингаляционный инсулин* и даже *инсулин в виде таблеток* (см. также **Хумулин (гумулин)**).

\*\*\*\*\*В английском языке существует понятие *banting* – *лечение ожирения голодной диетой*, или просто “*голодная диета*”. Понятие возникло от имени однофамильца Бантинга – толстяка-гробовщика, написавшего в 1860 г. брошюру-бестселлер “Письмо о тучности”, в которой он рассказал о том, как боролся с собственным ожирением голодом. Фамилия Бест в английском языке также говорящая, и означает “лучший”.

**Инсулинемия.** От лат. *insulin* и греч. *haima* – *кровь*. Чрезмерно высокая концентрация инсулина в циркулирующей крови.

**Инсулинома.** От лат. *insula (insulae)* – *островок* и греч. *oma* – *опухоль, вздутие*. Аденома островковых клеток поджелудочной железы, вырабатывающих инсулин (см. **Карцинома островковых клеток**).

**Инсульт.** От лат. *in-sulto, insultus* (итал. *salto*) – *прыжок, наскок, скачок*. Острое нарушение (катастрофа) мозгового кровообращения. Третья по распространённости причина смерти в большинстве высокоразвитых стран. Различают два основных вида инсульта – *ишемический* и *геморрагический*. Ишемический инсульт может быть следствием спазма мозговых артерий, либо их закупорки (окклюзии тромбом), что и приводит к ишемии определённого участка мозга. Геморрагический инсульт обусловлен разрывом кровеносного сосуда, сопровождающегося геморрагией (кровоизлиянием) в ткань мозга, что также приводит к нарушению кровоснабжения определённого его участка. Следствием нсульттов часто становится инвалидизация пациентов. Повреждение мозга при инсульте и дальнейшее его развитие связывают с явлением, получившим название *эксайтотоксичность*, а также развитием свободно-радикальных и воспалительных процессов в ткани мозга (см. **Эксайтотоксичность, АФК, Воспаление, Синдром одностороннего пространственного игнорирования, Гипотония**). Синонимы – *апоплексический удар, инфаркт мозга*.

**Инсулярная кора.** От лат. *insula (insulae)* – *островок*. Специфическая область головного мозга человека. Считается относительно примитивной его частью, функциями которой являются, с одной стороны, придание опыту эмоциональной окраски (эмоционального контекста), а с другой – она вовлечена в сложные процессы принятия решений (см. **Миндалина**). Принимает также участие и в процессах формирования памяти. Доказано, что поражение этой области в результате инсульта приводит к полному отказу от курения табака даже в условиях провокации этой вредной привычки.

**Инсуляторы.** От англ. *insulate* – *изолировать, отделять от окружения*. Специальные последовательности в ДНК, разграничивающие (замыкающие с двух сторон) соседние активные гены таким образом, что блокируется взаимодействие промоторов с не подходящими энхансерами. Только в пределах участка, ограниченного двумя инсуляторами, энхансеры, связанные с белками-активаторами, могут образовывать петлю и взаимодействовать с промотором

(см. **Энхансеры**). С инсуляторами связывается специфический белок *BEAF* (boundary element-associated factor – *пограничный элемент-связанный фактор*). Примером инсуляторных элементов могут служить последовательности *scs* и *scs'* (аббревиатура от англ. specialized chromatin sequence – *специальные последовательности хроматина*), занимающие около 350 п.н. и расположенные на расстоянии 14 т.п.н. друг от друга по краям двух копий гена *hsp70*, локализованных в пуфе теплового шока 87A7 у дрозофилы. В качестве инсуляторов также могут выступать гены, кодирующие тРНК, которые транскрибируются РНК-полимеразой III и которые постоянно находятся в состоянии высокой активности. Инсуляторы также могут разделять районы транскрипционно активного и неактивного хроматина. Синоним – *инсуляторные элементы*, “*изоляторы*”.

**Интактный.** От лат. *intactus* – *нетронутый, неповреждённый, сохранившийся, целый*. В экспериментальной практике – *не подвергшийся предварительному воздействию*. Например, интактный орган, интактный организм.

**Интасома.** От лат. *inter* – *между посреди* и греч. *soma* – *тело*. Комплекс, состоящий из белка и ДНК, расположенный между *интегразой* фага лямбда и сайтом прикрепления фага лямбда (см. **Интеграза**).

**Интеграза.** От англ. *integrare* – *составлять воедино* и суффикса “*аза*”, говорящего, что это фермент. Белок-фермент, кодируемый ретровирусами, в том числе и ВИЧ, который встраивает двухцепочечную ДНК-копию РНК-генома вируса, приготовленную вирусной обратной транскриптазой, в ДНК клетки-хозяина. Автономные клеточные *ретротранспозоны* (ретровирусоподобные элементы), содержащиеся в геноме человека, также кодируют *интегразу*, позволяющую им встраиваться в новые участки генома по обычному ретровирусному механизму.

**Интегральные белки\*.** От лат. *integralis* < *integer* – *целый, составленный воедино*. Белки, встроенные в бислойную фосфолипидную мембрану, из которой их можно выделить, только разрушив мембрану детергентами или органическими растворителями. Интегральные белки подразделяются на *монопонные* и *политопные*. Функции интегральных белков различны: от гидролитических ферментов и белков-переносчиков до рецепторов и компонентов окислительно-восстановительной системы транспорта электронов.

\*Первоначально были описаны Сингером и Нисолсоном (Singer S.J., Nisolson G.L., 1972) как своеобразные “айсберги” в мембранах.

**Интеграция.** От англ. *integration* < лат. *integratio* – *восстановление, возобновление* (процесс объединения в одно целое каких-либо частей). В общем смысле внедрение чужеродной ДНК (вирусной или иной последовательности) в геномную ДНК клетки-хозяина в виде ковалентно связанной вставки, фланкированной последовательностями ДНК клетки-хозяина (см. **Интеграза**). 1. Молекулярно-биологический термин,

отражающий процесс *встраивания* в ДНК какого-либо генетического элемента за счёт механизма рекомбинации, например, процесс ковалентного встраивания вирусной ДНК в геном клетки-хозяина. Иначе, сайт-специфическая рекомбинация.

2. Способность систем передачи биосигналов давать единый ответ, при получении множества сигналов. Известно, что различные сигнальные пути в клетке способны взаимодействовать (“переговариваться”) друг с другом с единой целью – поддержания гомеостаза как в отдельной клетке, так и в организме в целом.

**Интеграция внутриклеточная.** От лат. *integratio* – *восстановление, возобновление*. В общем смысле под *интеграцией* понимается *согласованность*, т. е. включение в какую-либо систему. В клетке все процессы интегрированы в одну сбалансированную систему с чётким разделением функций между отдельными структурами. Основой функциональной интеграции является интеграция субклеточных компонентов клетки, в результате которой отдельные молекулы, макромолекулярные комплексы и органоиды действуют не изолированно (автономно), а в согласованной взаимосвязи друг с другом в пространстве и во времени.

**Интегрины.** От англ. *integrate* < лат. *integer* – *целый, составной, составлять воедино* и греч. *protein* – *белок*. Белки поверхностной адгезии. Относятся к классу наиболее распространённых (обнаружено 24 интегрин) гетеродимерных (состоят из двух разных субъединиц  $\alpha$  и  $\beta$ ) трансмембранных адгезивных белков, представляющих собой двунаправленные рецепторы, располагающиеся в *фокальных контактах* – участках прикрепления клеток к экстраклеточному матриксу (*extracellular matrix*, ECM) (см. **Фокальные контакты (ФК)**). Интегрины относятся к адгезивным молекулам клеточной поверхности, непосредственно связывающим внеклеточный матрикс с цитоскелетом. С одной стороны, интегрины взаимодействуют с компонентами экстраклеточного матрикса, такими как *коллагены, фибронектин* и *протеогликаны*, а, с другой, с белками актиновых микрофиламентов цитоскелета, такими как талин,  $\alpha$ -актинин, винкулин и паксиллин, связывающими интегрины с F-актином (фибрилярным актином). В большом внеклеточном домене интегрины содержат общую аминокислотную последовательность -Arg-Gly-Asp (RGD), отвечающую за связывание их с лигандами (эту же последовательность содержат и лиганды, например, фибронектин).

Выделены семейства интегринов – LFA\*, Mac, VLA, GPIIb. Например, интегрин  $\alpha 4\beta 7$  в норме отвечает за миграцию и интеграцию Т-лимфоцитов в лимфоидную ткань кишечника (и, в конечном счёте, за её образование). К сожалению, этот белок играет одновременно и роль корцептора (дополнительного рецептора) в процессе связывания вируса иммунодефицита человека (ВИЧ) с клетками иммунной системы, несущими CD4-рецепторы (CD4+-клетки)\*\*.

что интегрины могут активировать MAP-киназы, которые не реагируют на факторы роста, например, MAP-киназу JNK.

В иммунной системе лигандами интегринов являются адгезивные молекулы клеточной поверхности лимфоцитов (ICAMS), включённые в состав *суперсемейства иммуноглобулинов* и играющие ключевую роль во взаимодействии лимфоцитов с *антигенпредставляющими (антигенпрезентирующими)* и *эндотелиальными* клетками. Интегрины также обеспечивают миграцию лейкоцитов и лимфоцитов в ткани (см. **Дефицит адгезии лейкоцитов и САМ-белки**).

В нервной системе открыт очень интересный белок – альфа-интегрин, который является рецепторной молекулой, кодируемой “геном памяти”, локализованном у человека на 16-ой хромосоме. Этот ген управляет образованием новых синапсов между нейронами и интеграцией нейронов в нейронную сеть мозга, а также изменяет свойства синапсов. “Ген памяти” первоначально был обнаружен у дрозофилы с мутацией, получившей название *volado*\*\*\*. Продукт этого гена необходим мушке во время обучения для запоминания и формирования ассоциаций.

\*LFA-белки – *функционально-ассоциированный антиген лимфоцитов*.

\*\*Другим корецептором, способствующим проникновению вируса СПИДа в лимфоидные клетки, является корецептор CCR5. Эти рецепторные белки, не мудрствуя лукаво, можно назвать “коллораборационистами”, сотрудничающими с “вирусом-оккупантом”.

\*\*\*Сленговое слово чилийских студентов, которым они называют своих профессоров, означающее, *неуклюжий, рассеянный человек*.

**Интегрины.** От англ. integrate – *целый, составной* и on – *существо*. Генетические элементы, обеспечивающие интеграцию касеты генов. Представляют собой эффективный инструмент адаптивной перегруппировки генома у бактерий. Состоят из гена *интегразы* и примыкающего к нему сайта мишени захвата касеты генов, а также сильного промотора, отвечающего за экспрессию захваченных генов.

**Интегумент.** От лат. integumentum – *оболочка, покров, покрывало*.  
1. В зоологии – термин для обозначения общего покрова тела, который включает эпидермис, дерму и все их производные: волосы, ногти, потовые, сальные и молочные железы. 2. Наружные покровы насекомых. 3. В ботанике – часть семяпочки у семенных растений, превращающаяся после оплодотворения в семенную кожуру. Другими словами, защитный покров семяпочки у семенных растений, окружающий *нуцеллус* (нуцеллус и интегумент образуют *семязачаток*). Интегумент возникает из стерильных мегаспорангиев.

**Интегументальная эмбриония.** Образование растительного зародыша за пределами зародышевого мешка из клеток интегумента (см. **Интегумент, Нуцеллус, Нуцеллярная эмбриония**).

**Интеины.** От лат. *inter* – *между* и греч. *protein* – *белок*. Аминокислотные последовательности, удаляемые из вновь синтезированного полипептида в процессе его созревания (белкового сплайсинга).

**Интенция.** От лат. *intentio* – *напряжение, усиление*. Задача, цель. В хирургии – процесс, операция, действие.

**Интеракция (англ. *interaction*)\*.** От лат. *inter* – *между* и *actio* – *делание*. Взаимодействие. Например, социальные *интеракции* в группе шерстокрылов. Интересно отметить, что самки шерстокрылов летают между деревьями вместе с детёнышами, удерживающимися на их спинах.

\*Англ. *interreaction* – *взаимодействие*.

**Интераттракция.** От лат. *inter* – *между, посреди, перед* и *tractio* – *притяжение*. Сообщество организмов, в котором особи держатся вместе благодаря взаимному притяжению, либо силой одностороннего импульса, названного Уилером *общественным влечением*. Интераттракция и общественное влечение не зависят от физических условий окружающей среды. Например, почти все приматы живут сообществами.

**Интербридинг.** От англ. *inter* < лат. *inter* – *между* и *breeding* – *размножение, разведение*. 1. Проведение скрещивания между разновидностями (породами) внутри вида. 2. В ботанике, самоопыление.

**Интербэнды.** От англ. *inter* < лат. *inter* – *между* и *band* – *то, что служит связью, скрепой, а также пояс, обруч*. Дисперсные области политенных хромосом, находящиеся между классическими бэндами (см. **Бэнды**).

**Интервал.** От лат. *intervallum* – *промежуток между* валлами, где *inter* – *между* и *vallus* – *кольшечек для подпорки*. Промежуток, перерыв. В электрокардиографии термином *интервал* обозначают совокупность зубца и сегмента, например, PQ-интервал равен расстоянию между началом зубца P и началом комплекса QRS.

**Интердигитация.** От лат. *inter* – *между* и *digitus* – *палец*. Пальцевидные структуры, образованные мембранами соседних клеток, путём заходящих друг в друга складок (выпячиваний). Такие структуры обеспечивают повышенную адгезию клеток.

**Интеркадентный.** От лат. *inter* – *между* и *cardo* (*cadentis*) – *падать*. Перебои в ритме сердечных сокращений, характеризующиеся вставочными экстрасистолами. Синоним – *дикротический пульс*.

**Интеркаляторы (интеркалирующие агенты).** От лат. *intercalatio* – *вклинивание, вставка*. Группа химических агентов, которые способны встраиваться (интеркалировать) между прилегающими (смежными) азотистыми основаниями в цепи ДНК путём стэкинг-взаимодействия без образования ковалентных связей. К таким соединениям, например, относятся акридин и акрихин, этидийбромид (этидиумбромид), профлавин и вещество ICR-170. После встраивания интеркалятора в новом цикле репликации напротив его молекулы во вновь синтезируемой цепи появляется дополнительное случайное основание. Удаление интеркалятора

в новом раунде репликации приводит к появлению новой пары оснований, что вызывает мутацию сдвига рамки считывания (поэтому интеркаляторы обладают мутагенными свойствами). *Акридиновый оранжевый* и *бромистый этидий\** используются для оценки состояния хроматина (степени его конденсации)\*\*. К интеркаляторам относятся некоторые антибиотики, например, *рифамицин*, *дауномицин* и ингибитор биосинтеза РНК *актиномицин D* (дактиномицин D), а также ряд производных акридина – некоторые акридоны\*\*\*, обладающие свойствами противоопухолевых препаратов (см. **Актиномицин D**).

\*Эффективное трипановидное средство (подавляет жизнедеятельность трипаносом).

\*\*Комплексы красителей с нуклеиновыми кислотами дают характерную вторичную флуоресценцию, на чём основан метод прижизненного окрашивания клеток.

\*\*\*У акридонов широкий спектр фармакологической активности и некоторые из них обладают способностью индуцировать синтез интерферонов.

**Интеркаляция (интеркалярный).** От лат. *intercalatio* – *вклинивание, вставка* (*inserted into the calendar – возникающий между двумя другими, встраивающийся*). 1. В физиологии термином *интеркалярный* обозначают лишний пульсовой удар, возникающий между двумя регулярными сокращениями сердца. Иначе, *вставочная экстрасистола, интерполированная экстрасистола*. 2. В молекулярной биологии и молекулярной генетике известны *интеркалярные* красители\* (например, акридиновый оранжевый) и физиологически активные соединения (см. **Актиномицин D**). Существует также понятие *интеркалярный* (вставочный) гетерохроматин. 3. В клеточной биологии, интеркаляция – встраивание мембранных везикул (пузырьков) в растущую мембрану (плазматическую или вакуолярную). 4. Вставочный рост.

\*Многие полициклические молекулы с планарной (плоской) структурой взаимодействуют с двухцепочечной ДНК с помощью механизма *интеркаляции* – встраивания между смежными, расположенными стопкой парами оснований двойной спирали ДНК и стабилизируются стэкинг-взаимодействиями. При этом уложенные в стопку основания раздвигаются молекулами интеркалятора, что приводит к искажению сахаро-фосфатного остова ДНК.

**Интеркинез.** От лат. *inter* – *между* и греч. *kinesis* – *движение* < *kineo* – *двигать* (*kinetikos* – *приводящий в движение*). Период между двумя клеточными делениями. Синоним – *интерфаза* (см. **Интерфаза**).

**Интеркросс.** От англ. < лат. *inter* – *между* и англ. *cross* – *гибридизация, скрещивание*. 1. В селекции, скрещивание неродственных особей (перекрёстное оплодотворение). 2. В ботанике, перекрёстное опыление.

**Интеркуррентный.** От лат. *inter* – *между* и *cursus* – *бежать* (*cursus* – *бег, течение, направление*). Болезнь, осложняющая течение

сопутствующей болезни, например, *интеркуррентная* инфекция. Синоним – *случайный*.

**Интерлейкины.** От лат. *inter* – *между* и греч. *leukos* – *белый* (клетки белой крови). Сигнальные молекулы из группы цитокинов – модуляторы иммунного ответа\* (см. **Цитокины, Инфламмосомы**). Семейство интерлейкинов (ИЛ, IL) включает в себя больше 20-ти медиаторов – *лимфокинов* и *монокинов*, продуцируемых лимфоцитами и клетками моноцитарно-макрофагальной системы. *Лимфокины* и *монокины* входят в более обширную группу регуляторов – *цитокинов*, которые опосредуют реакции клеток на стресс. Так макрофаги выделяют интерлейкин-1 (IL-1), одна из функций которого заключается в стимулировании образования в костном мозгу предшественников В-лимфоцитов. Интерлейкин-1 также стимулирует размножение Т-лимфоцитов, главным образом, активированных Т-хелперов. Т-хелперы, в свою очередь, вырабатывают ряд интерлейкинов. IL-2, как фактор роста, стимулирует пролиферацию цитотоксических Т-лимфоцитов. IL-3 стимулирует пролиферацию и созревание предшественников лимфоцитов и других кроветворных клеток\*\*. IL-4 стимулирует пролиферацию Т-лимфоцитов и тучных клеток. IL-5, вырабатываемый цитотоксичными Т-лимфоцитами, стимулирует пролиферацию предшественников В-лимфоцитов. IL-6 – провоспалительный цитокин (см. **Белки острой фазы**).

\*В Институте цитологии и генетики СО РАН получена морковь с генами интерлейкинов, встроенными в геном.

\*\*Поэтому IL-3 называют также *мультиколониестимулирующим фактором* (мульти-CSF).

**Интерлокинг.** От англ. *interlocking* – *смыкание* < *interlock* – *соединяться, сцепляться*. 1. Форма соединения двух бивалентов в мейозе. 2. Связь между хромосомами одного бивалента (внутренний интерлокинг, интерлокинг внутри бивалента).

**Интермедиат.** От лат. *inter-medius* – *промежуточный, находящийся посреди* (*inter* – *между* и *medium* – *среда*). Буквально, соединение-посредник в биохимических процессах.

**Интермедин.** От лат. *inter* – *между* и *medium* – *среда*. Меланоцит-стимулирующий гормон. Изменение окраски многих животных в зависимости от времени года контролируется при участии этого гормона (а также гонадотропинов и кортикотропина) (см. **Меланин**).

**Интерминентный.** От лат. *in-terminatus* – *нескончаемый, беспредельный*. Буквально, непрекращающийся.

**Интермиттирующий.** От лат. *intermittere* – *прерывать* < *inter-mitto* – *ставить между*. Перемежающийся, прерывистый, функционирующий с промежутками. Например, *интермиттирующая* (прерывающаяся) ацетонурия, *интермиттирующая* лихорадка, *интермиттирующий* диабет.

**Интернализация.** От лат. *interna* – *внутренность*. В общем смысле термин обозначает процесс перемещения рецепторов внутрь клетки. Интернализация обычно происходит после связывания рецептора

с лигандом (моновалентным или агрегированным лигандом), однако существует и спонтанная интернализация рецепторов, независимая от процесса связывания с лигандом (такой процесс впервые был описан для инсулиновых рецепторов клеток гепатом линии FaO). На первом этапе интернализации рецепторов происходит инвагинация клеточной мембраны с последующим отшнуровыванием от неё вакуоли (везикулы), получившей название *рецептосома*\*. Затем рецептосомы сливаются с лизосомами, в которых лиганд/рецепторные комплексы диссоциируют и лиганды разрушаются (частично или полностью) гидролитическими ферментами лизосом. При этом сами рецепторы сохраняются или также разрушаются. В дальнейшем сохранённые рецепторы вновь перемещаются на клеточную мембрану (*рециклизация* или *рециклирование* рецепторов) (см. **Рецептор-индуцированный эндоцитоз, Рециклирование (рециркуляция), Кэппинг**).

\*Термин “рецептосома”, прежде всего, относится к эндосомам, содержащим интернализированные рецепторы, и сливающимся не с лизосомами, а с другими мембранными компартментами клетки (см. **Рецептосомы**).

**Интерорецепторы.** От лат. interior – *внутренний* и рецепторы. Рецепторы, воспринимающие сигналы из внутренней среды организма. Располагаются во внутренних органах и стенках кровеносных сосудов. К ним относятся барорецепторы, осморецепторы и проприорецепторы, обеспечивающие вместе с определёнными структурами головного мозга процессы *интерорецепции* (см. **Интерорецепция**).

**Интерорецепция.** Рецепция внутренних органов. Считается, что интерорецепция – одна из важных функций скрытой внутри височной доли обширной области коры головного мозга, получившей название “*островок*”\*. Его также называют “*центральная доля*”.

\*Название дано из-за того, что эта часть коры выглядит как отдельный изолированный участок.

**Интерполяция (интерполированный).** От лат. interpolatio – *изменение подновлением* или *вставкой*.. Обладающий внесённой вставкой (интерполяцией). Например, *интерполированные* экстрасистолы\* – экстрасистолы, возникающие между двумя нормальными сокращениями и не влияющие на них.

\*Возникают только при медленном исходном ритме, когда интервал между сокращениями продолжительнее одиночного цикла возбуждения.

**Интерсексуальность.** От лат. inter – *между* и sex – *пол*. Состояние организма человека, при котором экспрессируются мужские и женские половые признаки одновременно\* (см. также **Альфа-редуктаза**). Синоним (медицинский) – *ложный гермафродитизм, псевдогермафродитизм*.

\*В некоторых селениях Доминиканской республики (Карибы, Восточная часть о. Гаити) у мулатов часто рождаются дети с псевдогермафродитизмом, которых называют *гевитосы*. Гевитосы,

будучи детьми одного пола, к пубертатному возрасту меняют его на противоположный.

**Интерсексы.** От лат. *inter* – *между, взаимно* и *sex* – *пол*. Организмы (особи) с признаками обоих полов. Например, *интерсексами* являются триплоидные особи дрозофил, имеющих две X-хромосомы.

**Интерсперсия.** От лат. *interspersi* – *пересыпать*. Буквально, разбросанность. Чередование чего-либо, например, каких-либо структур. Термин часто применяется для описания структуры генома, построенного по принципу чередования уникальных и повторяющихся последовательностей. Выделяют два распространённых типа интерсперсии, получившим название по видам, у которых они впервые были описаны: интерсперсия типа “ксенопус\*” и типа “дрозофила”.

\*Структура генома типа “ксенопус” обнаружена у шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*, у которой примерно 50 % генома – это уникальные последовательности, содержащие примерно 1500 п.н. и чередующиеся с повторяющимися последовательностями, средний размер которых 300 п.н. В остальной части генома расстояние между соседними повторами превышает несколько тысяч пар нуклеотидов. Этот тип интерсперсии наиболее распространён в геномах животных, включая человека.

**Интерстициальные клетки.** От лат. *interstitio* (*interstitium*) – *промежуток, пространство*. Общее название клеток, занимающих промежуточное положение и выполняющих дополнительные функции в органе или ткани. 1. В яичниках млекопитающих – клетки мезенхимного происхождения, выполняющие трофические функции и синтезирующие эстрогены. 2. Клетки Лейдига, располагающиеся между канальцами семенников, и синтезирующие андрогены (тестостерон). 3. Стволовые клетки у низших многоклеточных животных, располагающиеся в различных участках тела (см. **Клетки Лейдига, Регенерация**).

**Интерстициальное пространство.** От лат. *interstitio* – *промежуток, пространство*. Межклеточное пространство, занятое *интерстициальной жидкостью*, служащей внешней средой для большинства клеток организма. Через обширнейшую поверхность стенок тканевых капилляров происходит обмен веществ между плазмой крови и интерстициальной жидкостью. Состав плазмы крови и интерстициальной жидкости существенно различаются только по содержанию белков. Отличительной особенностью интерстициального пространства является то, что оно мало растяжимо, что, в свою очередь, препятствует накоплению в нём лишней жидкости (препятствует развитию отёков) (см. **Капилляры**).

**Интерстициум.** От лат. *interstitio* – *промежуток, пространство* (где *inter* – *между* и *kytos* – *клетка*). Межклеточная среда (пространство).

**Интерцеллюлярный.** От лат. *inter* – *между* и *cellular* – *клеточный*. Межклеточный. Например, интерцеллюлярное пространство.

**Интерцепция.** От лат. *inter* – *между* (*взаимно*) и *accipere* – *принимать* (*assertum* – *принятое*, *capere* – *перехватывать*).

1. Перехватывание, перехват. 2. Преграждение, преграда.

**Интерфаза.** От лат. *inter* – *между* и греч. *phasis* – *появление*. Буквально, период между двумя фазами деления ядра. Первоначально термин *интерфаза* обозначал только подготовительный период к делению клетки, сменив господствовавший термин *интеркинез*, который отводил этому периоду клеточного цикла лишь пассивную роль\*. В 1953г. Альма Говард (Howard) и Стефан Пелк\*\* (Pelc), работавшие в радиобиологическом отделе Хаммерсмитовского госпиталя в Манчестере, с помощью метода радиоавтографии подразделили *интерфазу* на три периода: *пресинтетический* (G<sub>1</sub>-период), *синтетический*, или период синтеза ДНК (S-период) и *постсинтетический*, или премитотический (G<sub>2</sub>-период), где G от англ. “gap” – *интервал, промежуток*. Только в G<sub>1</sub>-периоде интерфазная клетка содержит характерное для данного вида количество ДНК (2C), которое в G<sub>2</sub>-периоде уже удвоено (4C) и с этим удвоенным содержанием ДНК клетка входит в митоз, в процессе которого происходит равноценная сегрегация ДНК между двумя дочерними клеточными ядрами.

\*Термин *интеркинез* означает период между активными движениями клетки в митозе.

\*\*Англоизированное произношение от чешского имени Штефан Пельц.

**Интерференции метод.** От лат. *inter* – *между, взаимно* и *ferio* – *ударять, бить, поражать*. Метод выявления наличия вирусной инфекции на культурах клеток. Если на инфицированной культуре клеток (ткани) действительно размножается вирус одного типа, то другой вирус, внесённый в ту же культуру, будет расти медленнее, чем в незаражённой среде.

**Интерференция.** От англ. *interference* – *вмешательство, столкновение* < лат. *inter* – *между, взаимно* и *ferio* – *ударять, убивать*. Взаимное влияние (наложение) процессов друг на друга. Например, интерференция хроматид, интерференция хиазм (см. **РНК-интерференция**).

**Интерферирующие РНК.** От лат. *inter* – *между, взаимно* и *ferio* – *ударять, бить, поражать*. Короткие двухцепочечные молекулы РНК (21–25 пар нуклеотидов), входящие в состав молекулярных комплексов, “выключающих” гены на посттранскрипционном уровне. Явление “выключения” гена обусловлено механизмом прицельной дегградации мРНК гена-мишени (см. **РНК-интерференция**).

**Интерфероны\***. От лат. *inter* – *между, взаимно* и *ferio* – *ударяю*. Иммуномодуляторы, обеспечивающие опосредованную устойчивость организма к вирусам. К ним относится группа веществ гликопротеидной природы, образующихся в клетках заражённых вирусом\*\*, и оказывающих на размножение вирусов прямое ингибиторное действие (в частности, этим

свойством обладает  $\gamma$ -интерферон). Интерфероны способны проникать в клетки извне и стимулировать в них образование комплекса белков, препятствующих размножению вирусов (интерфероны препятствуют репликации чужеродных нуклеиновых кислот). Интерфероны часто называют “первой линией обороны”\*\*\*, поскольку выработка антител требует определённого времени после инфекции. Кроме того, интерфероны ( $\gamma$ -интерферон) активируют макрофаги, усиливают их бактерицидное действие, а также стимулируют их миграцию в зону присутствия вирусов. У интерферонов обнаружены и другие биологические свойства. Так, например,  $\beta$ -интерферон, вырабатываемый покоящимися миелоидными клетками мыши линии М-1, блокирует пролиферацию стимулированных миелоидных клеток.

\*Интерфероны открыли в 1957–1958 гг. независимо друг от друга английские и японские исследователи. Давно было известно, что инфекция организма определённым вирусом часто ограничивает или даже исключает возможность инфекции другим, неродственным первому вирусом. Это явление было названо *интерференцией* вирусов. Алек Айзекс и Джин Линдеман (Isaacs, Lindemann, 1957) установили, что интерференцию обуславливает гликопротеид с низкой молекулярной массой, который и назвали *интерфероном*. Рекомбинантные интерфероны для клинических нужд получают в больших количествах с 1980 г., а с 1986 г. интерфероны стали использовать как первое иммунологическое противораковое средство в лечении волосатоклеточного лейкоза, а также болезни Ходжкина, миеломах и нейробластомах (к сожалению, активные дозы интерферона повреждают нервные клетки). Показано также, что интерферон- $\alpha$  увеличивает антигенность опухолей путём повышения активности генов МНС (HLA) и повышает активность цитотоксических Т-лимфоцитов (Т-клеток киллеров).

\*\*В организме образуются в основном в лимфоцитах и фибробластах.

\*\*\*Вирус “испанки”, убивший десятки миллионов человек в 1918–1919 гг., подавлял образование *интерферона* и провоцировал избыточную иммунную реакцию организма, опосредованную цитокинами. В результате развивалось катастрофическое воспаление лёгких.

**Интестинальный.** От англ. *intestinal* – *кишечный* < лат. *intestinum* (*intestina*) – *кишка*. Относящийся к кишке.

**Интима.** От лат. *intimus* – *внутренний*. Внутренняя оболочка кровеносных сосудов (интимная оболочка), построенная из клеток эндотелия с находящимися под ним элементами соединительной ткани.

**Интина.** От лат. *intus* – *изнутри*. Внутренняя тонкая и нежная оболочка микроспоры, состоящая, главным образом, из целлюлозы (см. *Экзина*).

**Интравазация.** От лат. *intra* – *внутри*, *vas* – *сосуд* и *-ia* – *условия*. Проникновение клеток первичных опухолей в кровеносные или (и) лимфатические сосуды.

**Интраантитела.** От лат. *intra* – *внутри* и антитела. Антитела, экспрессируемые внутри клеток для белковой интерференции. Используются для борьбы с ВИЧ-инфекцией.

**Интрамеры.** От лат. *intra* – *внутри* и греч. *meros* – *часть*. РНК-аптамеры, экспрессирующиеся внутри клеток для белковой интерференции (см. **Аптамеры**).

**Интрамуральные нейроны.** От лат. *intra* – *внутри* чего-либо (*interus* – *глубже*) и *murus* – *стена*. Внутрестеночные нейроны – нейроны вегетативной нервной системы, расположенные в стенках различных органов, например, в стенке кишечника (иначе, “энтеральный отдел вегетативной нервной системы” (энтеральная нервная система); в отечественной литературе – *метасимпатический отдел\**), который усеян нейронами, продуцирующими ряд нейромедиаторов, попадающих в кровь и, затем, в мозг. В результате кишечник влияет на работу головного мозга\*\*. Образно, систему интрамуральных (или *абдоминальных*) нейронов называют “нижним мозгом”, или “малым мозгом”\*\*\*, а наш мир формируется также при участии и нашего чрева (см. **Ауэрбахово сплетение, Мейснерово сплетение**). (Говорят даже о том, что сознание, формируется в животе, и это источник бессознательного по Зигмунду Фрейду (правильнее Фройд, Freud, 1856–1939).)

\*Название предложено русским физиологом А. Д. Ноздрачёвым.

\*\*В настоящее время некоторые заболевания ЦНС, включая болезнь Паркинсона, пытаются диагностировать, анализируя полученные с помощью кишечной биопсии нейроны. Делается даже предположение, что болезнь начинается с живота, т. е. с периферии, а затем переносится в ЦНС, поскольку живот – это открытое окно в мозг.

\*\*\*Пищеварительная система человека содержит не менее сотни миллионов нейронов, образующих сплетение, которое также называют “энтеральным мозгом”, коммутирующим с головным мозгом как через кровь, путём выделения ряда гормонов, так и непосредственно через синапсы, обеспечивающие очень быструю передачу сигналов по нервным путям, образованным ветвями блуждающего нерва (*nervus vagus*). Предполагают, что нарушения процессов взаимодействия энтерального мозга с головным мозгом могут приводить к различным пищевым расстройствам, включая ожирение и анорексию, а также депрессию и аутизм, которые также связаны с дисфункциями в системе пищеварения (см. **Энтероэндокринные клетки**).

**Интрафлагеллярный транспорт (IFT).** От лат. *intra* – *внутри*, *flagellum* – *плеть, бич, кнут* и *transportare* – *переносить, перевозить*. Перенос компонентов жгутика в виде больших белковых комплексов, осуществляемый по наружной поверхности аксонемы (см. **Аксонема**), расположенной непосредственно под плазматической мембраной, в направлении растущего кончика жгутика. Осуществляется с участием белка-моторчика *кинезина*. Белковые комплексы могут двигаться также и по направлению к телу клетки при участии белка-моторчика *динеина*.

**Интраэпителиальный рак.** От лат. *intra* – *внутри* и *эпителий*. Рак “*in situ*” (“на месте”), или неинвазивный рак. Например, интраэпителиальный рак мочевого пузыря.

**Интроны.** От лат. *inter* – *между* (*intervening sequence* – *промежуточная последовательность*). Транскрибируемые, но не транслируемые (некодирующие) участки генов, которые в процессе созревания первичного транскрипта подвергаются удалению. Иначе, *интроны* – это последовательности нуклеотидов в гене, не входящие в информационную РНК (зрелую иРНК), и относящиеся к неинформативным для структуры белков участкам гена\*. Интроны заполняют промежутки между экзонами (разделяют экзоны) и часто бывают намного протяжённее по длине, чем экзоны. У человека на долю интронов приходится 95 % длины усреднённого белок-кодирующего гена. Так размер типичного среднестатистического гена человека, кодирующего белок из 447 аминокислотных остатков, составляет 27 000 пар, а его кодирующая часть (экзоны) занимает всего 1341 пар (см. **Экзоны**). Удаление интронов и сплайсинг экзонов у эукариот обеспечивает структура, называемая *сплайсосомой* (см. **Сплайсосома**). В некоторых случаях сами интроны могут содержать кодирующие участки (настоящие гены), которые часто оказываются чужеродными, т. е. не связанными с потребностями данного организма. Показано, что около 8 % генов дрозофилы локализованы в интронах других генов. Так, например, внутри гена “*dunce*”\*\* (*dnc*) у *D. melanogaster*, содержащего 13 экзонов, между первым и вторым экзонами находятся несколько генов семейства *Pig/Sgs*, а между вторым и третьим экзонами локализованы ещё 4 гена. Долгое время интроны, а вместе с ними и межгенные участки ДНК, считали эволюционным генетическим “мусором”. По крайней мере, с антропоморфной точки зрения эволюция давно могла бы “выбросить” такую ДНК, но раз этого не сделала, значит, нашла ей какое-то применение. Теперь нам становится ясно, что “бессмысленные” сегменты интронной ДНК на самом деле кодируют многочисленные молекулы небольших РНК (микро-РНК, *micro-RNA*), представляющих собой продукты расщепления (процессинга) интронной РНК и выполняющих регуляторные (сигнальные?) функции. Эти РНК участвуют в регуляции транскрипции (экспрессии) генов, регуляции пролиферации клеток, регуляции апоптоза и в процессах регуляции индивидуального развития организма (онтогенеза), часто функционируя по механизму обратной связи, а нарушения в их работе приводят к серьёзным заболеваниям или отклонениям в развитии организма.

\*В некоторых случаях интроны включаются в кодирующие участки гена (пример вездесущего “принципа исключения из правил”).

\*\*От англ. *dunce* – *болван, тупица*.

Интересно, что у саламандры, способной к регенерации своих конечностей, необычайно много участков ДНК, состоящих из повторяющихся последовательностей *интронов*.

**Интроны группы II.** Паразитические генетические элементы, обладающие способностью встраиваться в геном клетки-хозяина и сразу вырезаться из него после транскрипции (небольшие фрагменты ДНК, похожие на самосплайсирующиеся мобильные генетические элементы).

**Интрорзный.** От англ. introrse – *обращённый внутрь, обращённый к оси*. Термин, использующийся в ботанике (в морфологии растений).

**Интуссусцепция.** От лат. intus (into) – *внутри* и susceptio – *принятие на себя*. 1. В ботанике, встраивание новых молекул целлюлозы и протопектина в клеточную стенку (между старыми волокнами) при её росте. 2. В клеточной биологии, очень быстрый рост поверхности плазматической мембраны растущих клеток\* путём встраивания новых молекул липидов между уже существующими старыми молекулами. Синонимы – *интеркаляция, аппозиционный рост*.

\*Показано, что поверхность плазматической мембраны быстро растущих клеток тычиночных нитей злаков может увеличиться за один час в 65 раз!

**Инука.** По-эскимосски “человек”. Название человека каменного века (палеоэскимоса), жившего примерно 4 тыс. лет назад, геном которого был расшифрован\* в 2010 г., и на основании полученных данных проведено реконструирование его внешнего облика. ДНК для секвенирования была получена из хорошо сохранившихся в условиях вечной мерзлоты нескольких пучков волос. В геноме инука обнаружены вариации, характерные для популяций, обитающих на севере Сибири. Интересно отметить, что эскимосы Канады и Аляски называют себя *инуитами*.

\*Работа проведена командой Сванте Пээбо из Института эволюционной антропологии имени Макса Планка (Лейпциг, Германия) (см. “Древняя ДНК”).

**Инулин.** Полисахарид фруктозы (подобный крахмалу, но образованный остатками D-фруктозы – *фруктофуранозы*), содержащийся в клубнях и корнях некоторых растений в качестве запасного полисахарида, например, в клубнях топинамбура (“сладкого картофеля”), корнях георгинов, артишоков, одуванчиков и девясила (*Inula helenium* или *Inula elecampane*), откуда и получил своё название. Используют для питания при диабете и как контрольное вещество в клинической практике для определения почечного клиренса (скорости клубочковой фильтрации).

**Инфантицид.** От лат. infans – *детский, юный* и caedere – *убивать*. Убийство самцами детёнышей в приступе ярости. Характерно для самцов львов, вторгающихся в чужой прайд, особенно после изгнания (или убийства) прежнего владельца прайда (самки, имеющие детёнышей, спариваются с самцами-убийцами только после убийства своих детей). Инфантицид описан и у приматов, например, шимпанзе. Считается, что частичной защитой от инфантицида у шимпанзе может служить промискуитет, когда самец живёт в вечном сомнении, а чьи это детёныши, может и мои (см. **Сперма**).

**Инфаркт\***. От лат. in-farctus – *наполненный* < in-farcire – *наполнять, набивать*. Омертвление участка органа вследствие ишемии на фоне спазма или закупорки питающих сосудов, например, венечных (коронарных) сосудов сердца. Представляет собой многовекторную патологию, угрожающего характера для жизни. Синонимы – *коронарный тромбоз, “сердечная атака”*.

\*Первоначально термин использовали для обозначения переполненности кишечника (в смысле его запора).

**Инфекция (инфицирование)**. От лат. inficere – *порча, отравлять, заражать*, где in\* – *в, внутрь* (inficere – *портить*). Термин **инфекция** имеет два смысловых значения: 1. Проникновение в организм болезнетворных агентов (микроорганизмов). 2. Симптомы заболевания, вызванные присутствием в организме патогенов. Симптомы инфекционных заболеваний обусловлены, во-первых, выработкой патогенами *токсинов* (экзо- и эндотоксинов) и *индукцией воспалительных реакций* самим организмом. Инфекция – это следствие случайной встречи патогенного микроба с восприимчивым организмом-хозяином. Различают: 1. Острую инфекцию, которая протекает с выраженными внешними проявлениями (повышенная температура, озноб и лихорадка, кожные высыпания, боль, изменение физиологических показателей и т. д.). 2. Латентную (скрытую) *инфекцию*, протекающую без видимых патологических симптомов, когда присутствие патогенов в организме не обязательно приводит к развитию заболевания (*хроническое носительство*). В некоторых случаях инфекции протекают субклинически (см. **Воспаление, Экзотоксины, Эндотоксины**).

\*Указывает направление.

**Инфекционное заболевание**. Заболевание, которое вызывается патогенными бактериями, вирусами, простейшими или грибами и передаётся от человека к человеку, или от животных к человеку. Так, например, паразитарное заболевание трихомоноз передаётся от человека к человеку половым путём (ЗППП)\*, а бактериальный лептоспироз, приводящий к повреждению почек и лёгких (сопровождается лёгочными кровотечениями), передаётся человеку через крысиную мочу, малярия – через укус комара *Anopheles*, а гемопаразитарная болезнь Шагаса – через укус поцелуйного клопа.

Мы, люди, потомки победителей смертельных в прошлом инфекций, но нам грозит пришествие новых инфекционных заболеваний, а также возвращение уже давно забытых и считавшихся ранее искоренёнными. Причиной тому, по-видимому, служит возрастающая урбанизация и особенности инфраструктуры городов (скученность людей!), экономическое неравенство и изменение климата. В настоящее время смертность от инфекционных заболеваний во всём мире неуклонно растёт, и связано это со всё возрастающей устойчивостью микроорганизмов к антибиотикам. Весомый вклад в этот процесс также вносят так называемые оппортунистические инфекции, причиной которых

становятся обычно не опасные при нормально функционирующей иммунной системе микроорганизмы (см. **Патогены**).

\*Аббревиатура, обозначающая *заболевания, передающиеся половым путём*.

**Инфекционный.** От лат. *inficere* – *портить*. Заразный, связанный с инфекцией (см. **Инфекция**).

**Инфекундация\*** (англ. **infecundity**). От лат. *in* – *в, внутрь* (направление) и *fecunditas* – *оплодотворение* < *fecundatum* – *оплодотворять*. Процесс оплодотворения (см. **Оплодотворение, Фекундация**). Синоним – *инфертильность* (англ. *infertility*).

\*Изначально слово “*infecunditas*” в латинском языке означало *бесплодие*.

**Инфламмосомы.** От лат. *inflammo* – *зажигать, поджигать* и греч. *soma* – *тело*. Комплекс защитных белков в клетках, служащих мощной системой тревоги в организме и приводящих к развитию реакций воспаления. По-видимому, инфламмосомы образуются во всех типах клеток\*, но главным образом, в клетках иммунной системы и макрофагах. Инфламмосомы модифицируют новообразованные молекулы цитокинов-интерлейкинов (*IL-1 $\beta$*  и *IL-18*), индуцирующих воспалительные процессы, поэтому они находятся в центре спусковых событий, приводящих, в конечном итоге, к широкому спектру хронических заболеваний и патологических состояний организма.

В экспериментах на мышах показано, что под воздействием асбеста или кварцевой пыли организм защищается образованием реакционноспособного кислорода. Последний, в свою очередь, стимулирует образование инфламмосомы *Nalp3*, которая приводит к хроническому воспалению лёгких (мезотелиома) (см. **Асбестоз**).

\*В некоторых клетках слизистой оболочки кишечника образуемые ими цитокины запускают процессы отделения слизи в ответ на повреждения или присутствие патогенных агентов.

**Информационная концепция эволюции.** Согласно представлениям, развитым в рамках этой концепции, эволюция совершается не путём постепенных изменений в поколениях, а путём резкого фронтального переноса блоков генов от бактерий (прокариот) и вирусов к эукариотам. В результате сальтационно возникают новые таксоны организмов (см. **Сальтации**). Пока не доказано, что таким путём передаются целые кластеры генов, но передача единичных генов возможна, особенно в системе “паразит-хозяин”. Недаром геном человека буквально “забит” “обрывками” вирусных геномов. Однако, известен только единственный доказанный пример горизонтального переноса гена, когда симбиотически живущая в органах свечения глубоководных рыб *лейогнат* бактерия *фотобактер*, приобрела от рыбы фермент *супероксиддисмутаза*, разрушающую АФК (см. **АФК**).

**Информосомы\***. От лат. *informatio* – *разъяснение* и *soma* – *тело*. Формы хранения иРНК в цитоплазме в неактивном состоянии. После

созревания иРНК при переходе в цитоплазму через ядерные поры теряет белки *информатины* (остаются в ядре) и в цитоплазме либо “переодевается” в новые белки, образуя информосому, либо связывается с белками, запускающими трансляцию на рибосомах (с образованием полирибосом). Можно предположить, что феномен расширения тринуклеотидных повторов (см. **Антиципация, Репликация ожидаемая**), приводящий к удлинению иРНК, характерный для некоторых генетических синдромов, например, для миотонической дистрофии, может приводить к связыванию множества регуляторных белков, предназначенных для других иРНК. Вследствие этого нарушается регуляция функционирования других иРНК (например, их доставка в нужное место в клетке, а также их хранение), что и проявляется самой разнообразной, в том числе и по силе проявления, симптоматикой, характерной для заболеваний, связанных с *экспансией тринуклеотидных повторов* (см. **Экспансия тринуклеотидных повторов**).

\*Свое название получили потому, что содержащаяся в них *стабильная* РНК имеет информационную природу.

**Информатины.** От лат. *informatio* – *разъяснение* и греч. *protein* – *белок*. Белки, образующие информомеры.

**Информомеры.** От лат. *informatio* – *разъяснение* и *fero* – *несу*. Ядерные информосомы. Глобулярные белковые частицы, на которые “наматывается” высокомолекулярная гЯРНК с образованием рибонуклеопротеидных частиц (РНП) 30S. На каждый информомер приходится отрезок РНК длиной в 500-600 нуклеотидов. В состав каждого информомера входит более 30 молекул белка *информатина*. Считается, что участки гЯРНК, расположенные между информомерами, могут использоваться для сплайсинга (см. **Информосомы**).

**Инфузория (Infusoria).** От лат. *infusum* – *настой*\* < *in-fusus* – *влитый куда-либо* < *infusion* – *вливание*. Простейшее одноклеточное животное – представитель класса *Ciliata*\*\*\*, имеющие органы передвижения реснички. Тело инфузорий покрыто оболочкой, пронизанной мельчайшими порами, через которые выходят многочисленные реснички (у *Paramecium caudatum* их число достигает 2500). Размножаются как половым, так и бесполом путём. При бесполом размножении клетка инфузории делится на две дочерние клетки, и такой процесс может наблюдаться на протяжении многих поколений. При половом процесс происходит конъюгация двух особей, в результате которой они обмениваются своими гаплоидными генеративными микронуклеусами. Полученный при обмене микронуклеус сливается со вторым гаплоидным ядром и, таким образом, восстанавливается исходный диплоидный набор хромосом, который участвует в формировании макронуклеуса. **Синоним** – *Ciliophora*\*\*\*

\*Исследуя настой сена, Антони ван Левенгук обнаружил подвижные микроорганизмы, которые и назвал инфузориями.

\*От англ. *cilia* < лат. *cilium* – *ресничка*.

\*\*\*”Несущая реснички”.

**Инцест.** От лат. incestum (incesto – *осквернять* < in castus – *нечистый*). Близкородственное скрещивание. Половая связь между родственниками (кровосмешение).

**Инцизура.** От лат. incisura – *разрез, надрез, вырезка* (incisio – *надрез*). 1. Вырезка, бороздка, углубление в крае какой-либо анатомической структуры. Синоним – (англ.) notch. 2. Сгиб, линия ладони.

**Инцухт.** От нем. Inzucht – скрещивание близкородственных форм растений (самоопыление). Инцухт вызывает уменьшение числа предков\*, которое при обычном скрещивании растёт в геометрической прогрессии. Синоним – *инбридинг*.

\*Существует специальный термин “потеря предков” при инцухте.

**Ионные каналы.** От греч. ion – *движущийся, идущий*. Каналы, образованные трансмембранными белками, имеющими центральную обводнённую пору, через которую могут селективно проходить один или несколько типов ионов.

**Ионотропные рецепторы.** От греч. ion – *движущийся, идущий* и tropos – *направление*. Мембранные рецепторные каналы, пропускающие заряженные ионы  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ . Закрываются или открываются в зависимости от воздействия нейромедиаторов. Синоним – *канальные рецепторы*.

**Ионофоры.** От греч. ion – *движущийся, идущий* и phore – *переносить*. Малые органические молекулы в клеточных мембранах некоторых микроорганизмов, осуществляющие челночный перенос ионов через мембраны. Некоторые пептидные антибиотики (циклические пептиды – *валиномицин, монензин\**, *нигерицин*, или линейные пептиды – *грамцидин*) способны образовывать в мембранах каналы (в частности, митохондриальных мембранах), проходимые для одновалентных катионов. Они получили общее название “ионофоры” (см. **Антибиотики-ионофоры**). Ионофоры, помогающие регулировать ионные потоки в кардиомиоцитах, относятся к. сердечным гликозидам. Синоним – *переносчики ионов*.

\*Монензин – ионофор, переносящий ионы натрия ( $\text{Na}^+$ ). Используется как противогрибковое и антипаразитарное средство.

**Ипсилатеральный.** От лат. ipse – *сам* и lateralis – *боковой*. Расположенный на той же стороне тела, или в том же полушарии головного мозга. Так латеральная (височная) половина зрительных нервов не перекрещивается, в отличие от медиальной половины, а направляется *ипсилатерально*, т. е. в то же самое полушарие головного мозга (см. **Контралатеральный, Хиазма**).

**Иридовирусы.** От греч. iris (iridos) – *радуга*. Семейство ДНК-содержащих вирусов (*Iridoviridae*), вирионы которых имеют липидсодержащую внешнюю оболочку и икосаэдрический нуклеокапсид. Диаметр вириона от 125 до 300 нм; он содержит более 20-ти структурных белков, в том числе несколько ферментов. Геном представлен одной

двухцепочечной молекулой ДНК с М.м. 100-250×10<sup>6</sup> Da. Освобождение вирусов происходит почкованием или за счёт разрушения клетки-хозяина. Семейство представлено несколькими родами, например, родом *Iridovirus*, включающим мелкие *иридисцентные*\* вирусы насекомых, или родом *Chloriridovirus*, включающий крупные иридисцентные вирусы насекомых, а также другими родами, например, родом, включающим вирус африканской чумы свиней.

\*От англ. iridescent – *радужный, переливчатый*.

**Иридофоры.** От греч. iris (iridos) – *радуга* и phoros – *несущий*. Блестящие пигментные клетки кожи, а также стромы радужной оболочки глаза у низших позвоночных (особенно характерны для рыб), у кальмаров и других водных обитателей. Содержат кристаллические пурины (гуанин и гипоксантин) в специальных структурах – рассеивающих свет пластинках (*иридосомах*), способных как мини-зеркала отражать свет определённой длины. Изменение формы иридофоров находится под контролем гормона *меланотропина*. Сочетание *иридофоров* с *хроматофорами* (иридоцитами) обеспечивает великое разнообразие окраски морских обитателей, особенно обитателей коралловых рифов (см. **Иридоциты, Хроматофоры**). Синонимы – *гуанофоры, иридоциты*.

**Иридоциты.** От греч. iris – *радуга* и kytos – *клетка*. Мелкие пигментные клетки у головоногих моллюсков, располагающиеся в верхнем слое соединительной ткани – *кутисе*. Иридоциты содержат в цитоплазме отражающие свет тельца – *иридосомы*, заполненные кристаллами гуанина\*. Иридоциты, придающие особый блеск покровным тканям, характерны также для рыб, некоторых земноводных и пресмыкающихся. Синоним – *хроматофоры*.

\*Обеспечивает также особый блеск перламутра и жемчуга.

**Ирисин.** От Iris – англ. транскрипции имени греческой богини Ириды\* и protein – *белок*. Тканевый гормон, “сжигающий” жир и имитирующий эффекты продолжительных физических нагрузок. Этот гормон способствует превращению белого (запасяющего) жира в бурый (сжигающийся) жир\*\* (см. **Жир бурый, Жир белый, Лептин**). В физиологических условиях гормон образуется в продолжительно и интенсивно сокращающихся мышцах и выделяется в кровь, которая и доставляет его к жировой ткани. Мишенью гормона является белок PGC1-альфа, участвующий во многих обменных процессах, протекающих в митохондриях (как транскрипционный фактор многих генов). Показано, что уровень *ирисина* повышается в крови людей **только после 10 недель интенсивных занятий физкультурой!**

У мышей был выделен ген, получивший обозначение SCD-1, который ответственен за синтез жирных кислот. Мыши, у которых отсутствует этот ген, не толстеют, несмотря на высококалорийное питание. Замечено также, что у мышей-мутантов по гену SCD-1 при избыточном поглощении сахарозы уровень сахара в крови оставался постоянным, а избыточные калории при этом просто “сгорали”.

\*У древних греков Ирида считалась вестницей богов. Отсюда и произведено название гормона, который играет роль *вестника*, передающего информацию от мышечной ткани жировой. Чтобы не было путаницы, следует отметить, что греческое слово “iris” означает *радугу*.

\*\*Введение препарата гормона в подкожную жировую ткань животных приводило к превращению клеток белого жира в клетки, подобные клеткам бурого жира (“бежевые клетки”). Показано также, что мыши, генетически склонные к ожирению и получающие рацион, обогащённый жирами, при введении ирисина начинали худеть.

**Ирритация.** От лат. irritatio – *раздражение*. Например, ирритация кожи, ирритативная симптоматика.

**Ишемия.** От греч. ischo – *задерживаю*, haima – *кровь* и -ia – *условия*. Буквально, затруднённое движение крови по сосудам. Местное малокровие, вызываемое закупоркой сосудов или их сильным сужением. Термин чаще используется для обозначения внезапного прекращения коронарного кровотока (коронарной недостаточности) при *ишемической болезни сердца*. Оказалось, что риск ишемической болезни сердца обусловлен вариациями последовательностей, расположенных в обширном участке 9-ой хромосомы, получившем название “*генная пустыня*” (см. “**Генная пустыня**”). Здесь располагаются несколько генов, ассоциированных с ишемической болезнью сердца. Давно известно, что лишний вес (ожирение) чаще сопровождается коронарной болезнью сердца, но в то же время, и это парадоксально, у полных людей, при прочих равных условиях, больше шансов для выживания, чем у худых или нормальных людей с той же самой патологией. Ишемия может затрагивать и другие органы – те, которые потребляют большое количество кислорода, например, головной мозг и почки. При ишемии почка изменяет свою структуру и в избытке продуцирует *ренин*, что приводит к развитию почечной гипертензии (см. **Ренин**). Головному мозгу, ежеминутно потребляющему очень большое количество кислорода и питательных веществ, при ишемии негде их взять. Поэтому нейроны головного мозга при ишемии какого-либо его отдела или участка коры, быстро израсходовав “свою энергию”, начинают голодать и погибают в результате апоптоза, спровоцированного возникшими *гипоксией, глюкозной депривацией\** и *окислительным стрессом*, что и характерно для инсульта (см. **Инсульт, Депривация**). Ишемия не только приводит к повреждениям головного мозга, но и сама может быть вызвана его повреждениями, такими как механические травмы, или опухоли, сдавливающие сосуды.

\*Энергетический метаболизм головного мозга построен исключительно на окислении глюкозы и любое нарушение мозгового кровотока вызывает её дефицит в нейронах. Интересно отметить, что гибель нейронов – это не одномоментный процесс при возникшей гипоксии; большинство нейронов погибают позже в течение первой недели после воздействия гипоксии, т. е. течение инсульта утяжеляется за счёт

процессов свободно-радикального окисления, провоцирующего апоптоз изначально неповреждённых нейронов.

**Ишиас.** От греч. *ichias* – *боль в бедре* < *ichion* – *бедро*. Воспаление, невралгия седалищного нерва (*nervus ischiadicus*).

**Ихорозный.** От греч. *ichör\** (*icho* – *гниение*) – *гнойные выделения из раны, незаживающей язвы*. Относящийся к ихору, напоминающий ихор.

\*В греческой мифологии сок (аналог человеческой крови, точнее, сыворотки крови (*serum*)), выделяющийся из вен бессмертных божеств.

**Ихорозное воспаление.** От греч. *icho* – *гниение* и *-osis* – *состояние*. Воспаление с гнилостными выделениями.

**Ихтиодорулиты.** От греч. *ichthys* – *рыба*, *dory* – *копье* и *lithos* – *камень*. Особые костные образования (костные шипы), поддерживающие плавники у химеровых и акулловых рыб. У акантод (колючезубых – класс вымерших рыб) ихтиодорулиты выступали перед всеми плавниками, кроме хвостового.

**Ихтиоз.** От греч. *ichtys* – *рыба* и *-osis* – *состояние*. Заболевание кожи, вызванное гипертрофированной, часто генерализованной кератинизацией эпидермиса, когда роговой покров образует нечто, похожее на чешуйчатый панцирь (см. **Гиперкератоз**, **Питириаз**, **Кератинизация**).

*“Легче зажечь свечу, чем клясть темноту”.*

Протагор

## К

*Скорее всего, сущность природы совсем не такая, какой её видит человек, а наше непонимание многих феноменов жизни связано с отсутствием у учёных способности фантазировать, вытравленной боязнью быть осмеянными.*

**Кабуткуль.** Шкурки овец с шерстью голубоватой окраски, возникшей в результате мутации. Название означает *“голубой цветок”*.

**Кавеллы.** От лат. *cavella* < *cavus* – *углубление, пустота, полость*.  
1. Маленькие впячивания плазматической мембраны.  
2. Эндоплазматические полости, формирующие (отпочковывающие) пузырьки (везикулы) – организаторы макромолекулярных потоков в клетке. Синоним – *кавеолы* (см. **Кавеолы**).

**Кавеолины.** От лат. *caveola* – *маленькая полость* и греч. *protein* – *белок*. Семейство полуинтегральных мембранных белков, связанных с цитоплазматическим монослоем плазматической мембраны и дополнительно закреплённых тремя пальмитоильными якорными группами со стороны карбоксильного глобулярного домена белка. Когда несколько молекул кавеолина в виде димерных структур располагаются

на небольшом участке мембраны (в пределах сфинголипид/холестеринового *рафта*) они буквально “заставляют” мембрану впячиваться внутрь цитоплазмы, формируя маленькие полости (кавеолы) (см. **Рафты**).

**Кавеолы.** От лат. *saveola* – *маленькая полость* (кавелла). Маленькие впячивания внутрь плазматической мембраны. Обычно формируются в местах сфинголипид/холестериновых рафтов при участии белков *кавеолинов*. Считается, что кавеолы участвуют в мембранном транспорте и передаче химических сигналов.

**Каверна.** От лат. *caverna* < *cavus* – *пустой*. Полость в органе, образовавшаяся в результате патологического процесса (в частности, воспаления). Например, каверны в лёгких, возникающие при туберкулёзе. Закрытию патологических полостей при туберкулёзе способствует снижение эластического напряжения тканей лёгких, для чего производят частичный пневмоторакс (см. **Пневмоторакс**).

**Кавернозный.** От лат. *cavernosus* – *имеющий каверны*. Например, *кавернозный орган* – орган, имеющий полости (пазухи, пустоты).

**Кадаверин.** От англ. *cadaveric* < греч. *kadaverik* – *трупный* (*cadaver*\* – *труп*). Дурно пахнущий диамин (1,5-диаминопентан) экскрементов животных и человека, образующийся при бактериальном декарбоксилировании\*\* аминокислоты *лизина*, часто образно называемый “трупным ядом”. Интересно отметить, что штаммы *E. coli* и *Shigella*, у которых отсутствует хромосомный участок, содержащий ген *cadA*, кодирующий лизиндекарбоксилазу, и ген *otrT*, кодирующий специальную протеазу, обладают *энтероинвазивностью* (т. е. поражают кишечник), поскольку кадаверин ингибирует активность энтеротоксина этих штаммов, а протеаза действует на белок VirG, необходимый для внутриклеточного распространения токсина.

*Кадаверин* в большом количестве содержится в пиве, в котором, кстати, есть ещё и другие не очень полезные для мужского организма вещества, например, *фитоэстрогены* (аналоги женских половых гормонов).

\*Вспомните мифических Кадавров (фр. *cadavre* – *мёртвое тело*).

\*\*Бактериальное декарбоксилирование аргинина приводит к образованию *агматина*, тирозина – к *тирамину*, орнитина – к *путрессцину* и гистидина – к *гистамину*. Интересно отметить, что некоторые амины являются мощными вазопрессорными агентами, повышающими артериальное давление.

**Кадхерины (кадгерины).** От *calcium* – *кальций*, лат. *adhaere* (*adhaesi*, *adhaesum*) – *держаться* (за что-л.), *прилегать*, *застревать* и греч. *protein* – *белок*. Семейство интегральных рецепторных белков (гликопротеидов), посредством которых клетки буквально сцепляются (“склеиваются”) друг с другом. Иначе, белки межклеточной адгезии, или *линкерные белки* – основа *заякоривающих адгезивных межклеточных соединений*. Для кадхеринов характерен *гомофильный* механизм взаимодействия,

при котором кадхерины одной клетки связываются с кадхеринами того же вида другой клетки. Кадхерины важны также для распознавания и сортировки клеток, индукции и поддержания полярности клеток в процессе эмбриогенеза и морфогенеза (см. **Морфогенез**). Отдельные домены этих белков стабилизируются ионами  $Ca^{2+}$ , а внутриклеточные домены связываются через цепь цитоплазматических белков (катенинов) с цитоскелетными белками (актиновыми микрофиламентами). В семействе насчитывается более 100 видов кадхеринов (см. **Протокадхерины**), различной тканевой локализации, обозначаемых буквами E, N, P, R. Например, E-кадхерины, обеспечивающие специфическое узнавание клетками однородных мембран, характерны для преимплантационных эмбрионов и эпителиальных клеток. P-кадхерины характерны для трофобласта, плаценты и эпидермиса. N-кадхерины присутствуют в нервных клетках, а также клетках сердечных и скелетных мышц. Обычно опухолевые клетки, экспрессирующие кадхерины, неспособны к метастазированию. При экспрессии в опухолевой клетке белка, связывающего кальций, и названного *метастазином* (Mts1), последний подавляет активность E-кадхерина, и такие опухоли дают обильные метастазы. Синоним – *кальций-зависимые рецепторы адгезии*.

**Казеиноген.** От лат. caseus (casei) – *сыр* и gēnān – *порождать*. Растворимый в воде белок молока, в желудке под действием химозина и пепсина в присутствии ионов кальция ( $Ca^{2+}$ ) превращающийся в нерастворимый казеин (процесс створаживания).

**Казеины.** От лат. caseus (casei) – *сыр* и греч. proteīn – *белок*. Основные белки молока и сыра, образующиеся при створаживании молока из казеиногена (творог – почти чистый казеин). Казеин молока служит источником аминокислот для детёнышей млекопитающих и младенцев (сосунков) человека. В казеинах серин этерифицирован по гидроксилу остатками фосфорной кислоты. В начале 80-х годов XX века было обнаружено, что *бета-казеин женского молока* при переваривании в желудочно-кишечном тракте младенцев образует не только аминокислоты, но и короткие уникальные фрагменты – *физиологически активные пептиды*, содержащие 5–7 аминокислотных остатков, которые всасываются в кровь и влияют на процесс **нормального созревания нервной системы у ребёнка\***.

\*Весомый аргумент в пользу грудного вскармливания детей, а в случае его невозможности – добавления синтетических пептидов в смеси для детского питания.

**Какогенез.** От греч. kakos – *плохой, дурной* и genesis – *происхождение*. 1. Ненормальное развитие; вырождение. 2. Неспособность организма к скрещиванию.

**Какогения.** От греч. kakos – *плохой, дурной* и genesis – *происхождение*. Ухудшение генетических качеств и свойств организма, возникающее при евгенических мероприятиях. Синоним – *дисгения*.

**Какомелия.** От греч. kakos – *плохой, дурной* и meleia (melos) – *конечность*. Врождённый порок развития конечности. К *какомелии*, например, относится *фокомелия* (см. **Фокомелия**).

**Каламиты.** От греч. kalamos – *тростник*. Вымершие членисто-стебельные, главным образом, древовидные растения. Считаются родоначальниками хвощей и древовидных папоротников.

**Калбиндин.** От cal(cium) – *кальций*, англ. bind – *связывать* и греч. protein – *белок*. Кальций-связывающий белок. Установлено, что при введении в организм иммунодепрессанта циклоспорина А (например, для предупреждения отторжения органов при пересадке) падает содержание калбиндина, что в результате приводит к кальцификации почечных канальцев.

**Каликс.** От греч. calyx (calix) – *чашка*, а также *кожура, шелуха*. Цветочная чашечка.

**Каликулус.** От лат. calyculus (англ. calycul)\* < calyx (calix) – *чашка, маленькая почка* или *чашечка цветка*. Подчашие (эпикаликс). *Каликулярный* – подчашечный.

\*В зоологии – гидротека у гидроидов.

**Калиптра.** От лат. calyptra < греч. kalyptra – *колпачок*. 1. Корневой чехлик – защитная “шапочка” (колпачок) корешка. 2. Калиптра также может формироваться из сросшихся лепестков.

**Калиптроген.** От лат. calyptra < греч. kalyptra – *колпачок* и genan – *порождать*. Зона нарастания, меристема, образующая корневой чехлик у растений.

**Калицивирусы.** Семейство РНК-содержащих вирусов (*Caliciviridae*), вирионы которых диаметром около 40 нм не имеют внешней оболочки, а на поверхности несут 32 чашевидных вдавления (calyculus), откуда и получили своё название. Геном содержит одну позитивную одноцепочечную молекулу РНК с М.м. 2,6–2,8 × 10<sup>6</sup> Da, кодирующую один главный и два минорных полипептида. Репликация вируса происходит в цитоплазме, а освобождение – путём разрушения клетки-хозяина. У человека калицивирусы вызывают гастроэнтериты, подобные тем, что вызывает вирус Норуок (см. **Норовирусы**).

**Каллидины.** От греч. (kalli)kreas – *поджелудочная железа* и (dyna)mis – *сила*. Физиологически активные олигопептиды, вызывающие расширение большинства кровеносных сосудов и сокращение гладких мышц бронхов, кишечника и матки. Каллидин II – декапептид, образующийся из α2-глобулина плазмы крови. Каллидин I (синоним – *брадикинин*) – нонапептид, образующийся из каллидина II. Ферменты, катализирующие процесс превращения называются *калликреинами*.

**Калликреины\*.** От греч. kallikreas (нем. Kallikreine pancreatique) – *поджелудочная железа*. Вазодиллятаторные (сосудорасширяющие) агенты (факторы), представляющие собой ферменты плазмы крови и некоторых органов (почек, поджелудочной железы, стенок кишечника и слюнных желёз). В процессе свёртывания крови образуются из *прекалликреина*

и способствуют активации факторов свёртывания XI и XII (см. **Брадикинин**, **Фактор Флетчера**).

\*Первоначально были названы *падутином*.

**Каллоглюкан**. От лат. *callus* – *мозоль*, греч. *glykys* – *сладкий* и суффикс “ан”, означающий, что это полисахарид. Структурный полимер клеточной стенки красных водорослей. Входит в группу гемицеллюлоз.

**Каллоза**. От лат. *callus*\* – *мозоль* и суффикса “оза”, указывающего на то, что это сахарид. Полисахарид глюкозы из группы гемицеллюлоз, адкрустирующий (скапливающийся на поверхности) внутреннюю стенку различных типов растительных клеток (ситовидных и пыльцевых трубок, гифов грибов).

\*Название было дано французским учёным Манженом (Mangin L., 1890) как производное слова “каллюсы”, которые закупоривают ситовидные трубки к моменту прекращения их активной деятельности.

**Каллус (каллюс\*)**. От лат. *callus (callositas)* – *мозоль* (англ. *callosity*), *толстая кожа*. 1. Недифференцированная растительная ткань. 2. Новообразование у растений, состоящее из живых паренхимных клеток, возникающих из раневой меристемы, за счёт процессов дедифференцировки (передифференцировки) или метаплазии. При этом клетки постоянной ткани дедифференцируются в эмбриональную каллюсную ткань (*раневой каллюс*), которая после активной пролиферации регенерирует утраченные ткани. Таким образом, каллюс представляет собой малодифференцированную ткань, способствующую заживлению повреждений у растений. Каллюсы также способны образовывать придаточные корни и почки, например, при размножении растений черенками. 3. Каллюсы также возникают в местах внедрения паразитов. В экспериментальной практике каллюсы используют для получения культур растительных тканей. Синонимы – *каллюсная ткань*, *тил* (англ. *tylosis*).

4. У животных – участок костной ткани, возникающий на месте перелома и образующий костную мозоль.

\*Латинский язык требует смягчения произношения гласных после буквы L, l.

**Каллусные культуры**. От лат. *callus* – *мозоль*. В растительных клеточных технологиях – культуры, получаемые при посадке кусочков ткани (эксплантатов) любого органа растения на искусственную питательную среду. В результате начинаются клеточные деления, приводящие к образованию каллусной ткани. Диплоидные каллусы способны регенерировать нормальные растения, называемые *регенерантами*.

**Калстабин**. От лат. *cal(cium)* – *кальций* и лат. *stabilis* – *устойчивый*. Субъединица кальциевого рианодинового канала (калстабин 2 или, по-другому, FKBP12.6), которая стабилизирует его закрытое состояние в миокарде, предотвращая несанкционированную активность.

Болезни сердца могут сопровождаться нарушениями в работе рианодинового канала, что чревато возникновением угрожающих жизни аритмий. К таким же последствиям приводят мутации в гене, кодирующем белок RyR2, нарушающие процесс внутриклеточного высвобождения ионов кальция (генетические формы аритмии) (см. **Рианодиновые рецепторы (RyRs)**).

**Кальдоактивные микроорганизмы.** От лат. *caldus* (*caldoris*) – *тепло, жара*. Гипертермофильные прокариотические микроорганизмы, способные к активной жизнедеятельности при температурах до 110 °С. Большинство известных гипертермофилов относятся к археям, и лишь немногие из них – к бактериям.

**Калькулёз.** От лат. *calculus* (*calculi*) – *камешки* (*stones*) и *-osis* – *состояние*. Склонность к образованию конкрементов (“камней” в желчном пузыре, почках – *нефрокалькулёз*). Конкременты обычно состоят из солей органических и неорганических кислот, а также из других веществ, например, холестерина.

**Калькулёзный.** От лат. *calculus* (*calculi*) – *мелкие камешки* и *-osis* – *состояние*. Например, *калькулёзный* холецистит – холецистит, вызванный присутствием в желчном пузыре конкрементов.

**Калькули\*.** От лат. *calculus* (*calculi*) – *мелкие камешки, галька*. Камни (конкременты) во внутренних органах – почках, желчном и мочевом пузыре.

Римское *calx* первоначально обозначало все “мягкие” камни, в противоположность *silex* – *твёрдый камень*, а затем закрепилось только за карбонатом кальция в виде известняка и мрамора.

\*Также камешки для счёта (вспомните, *калькулятор, калькуляция* – вычисление).

**Кальмодулин\* (калмодулин).** От лат. *calx* (*calcis*) – *известняк* (кальций), *modulate*\*\* – *изменённый* и греч. *protein* – *белок*. Присутствующий во всех клетках и самый распространённый из белков, связывающих ионы кальция (связывает четыре иона  $Ca^{2+}$  на молекулу белка с М.м. 17 (14) kDa). Кальмодулин опосредует (модулирует) множество клеточных эффектов. При связывании ионов кальция ( $Ca^{2+}$ ) он изменяет свою конформацию, приобретая способность взаимодействовать с многочисленными белками – ионными насосами (ионными каналами)\*\*\*, компонентами цитоскелета (включая, микрофиламенты) и ферментами, и в результате активировать или инактивировать ферменты. В частности,  $Ca^{2+}$ –кальмодулиновый комплекс, участвует в сборке микротрубочек или активирует кальмодулин-зависимые киназы (*кальций-кальмодулин-зависимые киназы*), например, киназу, фосфорилирующую эукариотический фактор элонгации eEF2. Активирует некоторые изоформы аденилатциклазы, а в гладкомышечных клетках отвечает за повышение концентрации ионов  $Ca^{2+}$  и активирует киназу лёгкой цепи миозина. В составе микроворсинок кальмодулин в виде боковых мостиков, наряду с миозином-I, связывает фибриллы

актина с плазматической мембраной. Таким образом, кальмодулин – это регулятор действия кальция, а не его переносчик. Синоним – *кальций-связывающий белок*.

\*Кальмодулин гомологичен мышечному белку тропонину С. Большинство лёгких цепей миозина, связанных с регуляторным доменом молекулы, представлены *кальмодулином* или ему подобными белками.

\*\*От лат. *modulatio* – *размеренность* (изменение какого-либо параметра).

\*\*\*Связывается с внутриклеточным доменом  $\text{Ca}^{2+}$ -канала в ответ на поступление  $\text{Ca}^{2+}$  в клетку и инактивирует канал.

**Кальнексин (калнексин).** От лат. *calx* (*calcis*) – *известь, известняк* (кальций) и лат. *nexus* – *ближайший, соседний*. Интегральный мультифункциональный белок мембран эндоплазматического ретикулума (ЭПР) с М.м. 88 kDa, связывающий кальций и имеющий каталитический домен, выступающий в полость ЭПР. Относится к белкам-лектинам, селективно связывающимся с углеводами (остатками глюкозы) на поверхности белков. Играет роль своеобразного “контролёра качества” при взаимодействии шаперонов со сворачивающимися белками (так называемые *кальнексиновые циклы*) (см. **Кальнексиновый цикл**), поскольку одна из функций кальнексина заключается в удержании в полости ЭПР неправильно свернувшихся белков, что препятствует их высвобождению. В дальнейшем такие белки, пройдя процесс ретротранслокации, подвергаются в цитозоле протеолизу в протеасомах (см. **Дерлин, Ретротранслокация, Лектины, Шапероны, Фолдинг, Протеасомы**).

**Кальнексиновый цикл.** Форма контроля, осуществляемого за образованием нативной структуры вновь синтезированных белков в люмене ЭПР, осуществляемая шаперонами, зависимыми от *лектинов* (например, от белков *кальнексина* и *кальретикулина*). Обычно в процессе транслокации белков в люмен ЭПР ко многим белкам добавляются сахарные остатки. С гликозилированной формой белка и соединяется кальнексин, в результате чего сворачивающийся белок приобретает способность контактировать с белком ERp57\*, который катализирует образование или перегруппировку дисульфидных связей и позволяет вновь синтезированному белку правильно свернуться. Если сворачивание произошло правильно, глюкозидаза II удаляет остаток глюкозы, и тогда такой белок уже не является субстратом кальнексина. Однако при неправильном сворачивании фермент УГГТ (УДФ-глюкоза-гликопротеин гликозил трансфераза)\*\*, содержащаяся в люмене ЭПР, может осуществить повторное гликозилирование, что позволяет белку вновь связаться с кальнексином и пройти повторный цикл фолдинга\*\*\*, после чего правильно свёрнутый белок экспортируется в аппарат Гольджи.

\*ERp57 – протеин эндоплазматического ретикулума с М.м. 57 kDa.

\*\*Ключевой фермент контроля, распознающий правильную или неправильную форму белков.

\*\*\*Такие циклы могут повторяться до трёх раз, после чего белок подвергается протеолизу (см. Дерлин, Ретротранслокация).

**Кальретикулин (калретикулин).** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк и лат. *reticulum* – сеточка. Кальций-связывающий мультифункциональный белок с М.м. 46 kDa, впервые обнаруженный в люмене саркоплазматического ретикулула мышечных клеток\* (содержит два различающихся по аффинности и ёмкости домена, связывающих  $Ca^{2+}$ ). Представляет собой гомолог кальнексина. Действует как плазматический антикоагулянт, а также как белок, связывающий интегрин (см. Интегрины). Участвует в контроле над образованием нативной формы белков-гликопротеидов, осуществляемом шаперонами, зависимыми от лектинов. Регулирует связывание стероидного рецептора с ДНК. Под названием кальретинин присутствует в интернейронах ЦНС.

\*Откуда и получил своё название.

**Кальретинин.** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк, *retina* – сетка и греч. *protein* – белок. Кальций-связывающий белок эндоплазматического ретикулула, образующийся в 50 % интернейронов ЦНС. Ещё 25 % интернейронов продуцируют другой кальций-связывающий белок – парвальбумин\*. Обнаружено, что у морских улиток *Aplysia* кальретинин играет роль своеобразной “молекулы памяти”, участвуя в долговременном потенцировании нейронов.

\*Где лат. *parve*, *parvus* – немного, слегка, чуть-чуть и альбумин.

**Кальсеквестрин.** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк, *sequestrum* – хранение, депозит (*sequestro* – отделяю, ставлю вне) и греч. *protein* – белок. Специальный мышечный белок с М.м. 55 kDa, содержащий множество сайтов связывания, обладающих низким сродством к ионам  $Ca^{2+}$ , и удерживающий их в люмене саркоплазматического ретикулула (СР). Другими словами, белок СР, играющий роль буфера, препятствующего токсическому повышению внутриклеточной концентрации ионов  $Ca^{2+}$ . Связывание ионов кальция происходит благодаря высокому содержанию в молекуле кальсеквестрина остатков кислых аминокислот. При открывании кальциевых каналов в мембране СР кальций свободно выходит в цитозоль волокна, запуская процесс сокращения миофибрилл актомиозинового комплекса (см. Саркоплазматический ретикулум).

**Кальцефилы.** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк и греч. *philia* – склонность (*phileo* – люблю). Растения, приспособленные к обитанию на известковых почвах (растения, не переносящие такие почвы, называются кальцефобами).

“Кальциевые сенсоры”. Образное название кальций ( $Ca^{2+}$ ) связывающих белков, таких как аннексины, кальмодулин, тропонин.

**Кальций-кальмодулин-зависимые киазы (CaM-киназы).** Киназы, активируемые  $Ca^{2+}$ -кальмодулиновым комплексом и фосфорилирующие остатки серина и треонина в определённых белках. В клетках головного мозга млекопитающих около 2 % общей массы белка приходится

на аутофосфорилирующуюся СаМ-киназу II. Она, главным образом, сконцентрирована в синапсах и участвует, возможно, в опосредовании механизмов памяти, из-за чего получила название “молекулы памяти”.

**Кальцикоз.** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк (кальций) и греч. *-osis* – состояние. Отложение кальция во внутренних органах (см. **Кальцифилакис**).

**Кальциневрин.** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк, греч. *neuron* – нерв и “*protein* – белок. Серин/треониновая протеинфосфатаза (PP2B), активируемая ионами  $Ca^{2+}$ , и широко распространённая в головном мозгу млекопитающих (см. **Фосфатазы**).

**Кальципексия.** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк, греч. *rexis* – присоединение, прибавление и *-ia* – условия. Отложение солей кальция в тканях.

**Кальцитонин\***. От лат. *calcis* – известняк, греч. *tonos* – напряжение и *protein* – белок. Пептидный гормон, продуцируемый паращитовидными железами, а также С-клетками щитовидной железы (тиреокальцитонин) и контролирующей обмен кальция. Выделяется в кровь под влиянием *гиперкальциемии* (повышенного уровня кальция в крови). Подавляет резорбцию почками ионов кальция и фосфата, и повышает отложение кальция в костном матриксе (процесс биоминерализации). Снижает уровень кальция в крови, обладая действием противоположным действию паратгормона. Является антагонистом паратгормона (паратирин).  
Синоним – *гипокальцимический фактор*.

\*Используется как опухолевый маркер для диагностики медуллярной карциномы щитовидной железы.

**Кальцитриол (1 $\alpha$ ,25-дигидроксихолекальциферол, 1,25-дигидровитамин D).** Гормон – продукт превращения путём гидроксилирования в почках и печени витамина D. Вместе с двумя другими гормонами – паратгормоном (паратирин) и кальцитонином принимает участие в регуляции метаболизма кальция (на самом деле под управлением кальцитриола оказываются не менее 3 % всех генов у человека). Стимулирует всасывание кальция и фосфатов в желудочно-кишечном тракте и включение их в костную ткань (улучшает процесс минерализации\* кости). Недостаток кальцитриола у детей приводит к рахиту, а у взрослых к нарушению обмена кальция и, в частности, к остеопорозу (см. **Кальциферол, Остеопороз**). Синонимы (уст.) – *холекальциферол, кальциферол, кальциол, витамин D*.

\*Точнее, *биоминерализации* – процесса формирования (отложения) кристаллов *гидроксиапатита* в межклеточном матриксе костной ткани, в котором принимают участие кислая и щелочная фосфатазы. Межклеточный матрикс образован коллагеновыми волокнами и протеогликанами и заполнен остеонидным материалом (гидроксиапатитом –  $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$ ).

**Кальциферол.** От лат. *calx* (*calcis*) – известняк и лат. *fero* – нести. Устаревшее название жирорастворимого витамина D. В печени и в почках

кальциферол гидроксилируется при участии паратгормона (регулирует активность гидроксилазы) с образованием гормона *кальцитриола* (новое название). Кальциферол образуется при облучении УФ-светом ( $\lambda$  менее 3650 Å) из *7-дегидрохолестерина* – предшественника, присутствующего в коже человека. За счёт светозависимой реакции раскрытия кольца В кальцитриол превращается в *секостероид* (стероид с раскрытым кольцом)\*. В морской среде витамин D аккумулирует планктон, облучённый на поверхности, который затем по пищевым цепям передаётся рыбам (отсюда, рыбий жир – идеальный источник витамина D). При недостатке витамина D нарушается процесс минерализации костей (у детей развивается *рахит*, а у взрослых – *остеомалация*), ослабевает и иммунная система\*\*, что может способствовать развитию инфекционных заболеваний, например, туберкулёзом, а также развитию рассеянного склероза (см. **Рассеянный склероз**). Напротив, показано, что повышенный уровень в крови витамина D снижает вероятность онкозаболеваний (см. **Холекальциферол**). Следует отметить, что губчатое вещество кости служит хранилищем (депо) кальция.

\*От лат. *seco* – *срезать, скашивать, распиливать*. Стероид с раскрытым кольцом.

\*\*Кальциферол играет роль иммуномодулятора – угнетает провоспалительные Th1-лимфоциты и активирует противовоспалительные Th2-лимфоциты.

**Кальцифилакис.** От лат. *calx* (*calcis*) – *известняк* и *arphylaxis* – *беззащитность*. Избирательное отложение кальция в определённых органах, часто до полной их петрификации (окаменения), или кальцикоза. Происходит при участии паратиреоидного гормона (паратгормона), который является сенсibiliзирующим агентом.

**Камбий.** От позднелат. *cambio* – *меняю* (*cambium* – *смена, обмен*). Образовательная ткань растений, представленная слоем активно пролиферирующих клеток. У двудольных и голосеменных растений камбий залегает между древесиной и лубом и обеспечивает прирост осевых органов в толщину. У растений за счёт клеток камбия может происходить регенерация (см. **Феллоген**).

**Камеди.** От греч. *kommidion* (заимствовано, от др. египет.) – *застывший сок*. Густой сок, быстро застывающий на воздухе, выступающий у некоторых древесных растений на поверхности коры при глубоких её повреждениях. Камеди образуются в результате более или менее полного перерождения клеточного содержимого или межклеточного вещества целых участков растительных тканей как результат защитной реакции растений, или в результате физиологических причин. Основу камедей составляют полисахариды и соли сахаро-камедиевых кислот. Синоним – *гумми* (лат. *gummi* – *древесный клей, камедь*).

**Кампанула.** От лат. *campanula* – *колокольчик* < *campana* – *колокол*. Название цветковых растений-колокольчиков.

**Кампешевое дерево.** От фр. *campeche* < от названия города *Campeche* в Мексике. Сандаловое дерево (сандал) (*Haematoxylon campeshianum*) из семейства бобовых, растущее в Центральной и Южной Америке. Из его древесины получают гистологический (цитологический) краситель широкого применения *гематоксилин*, а также краску *синий сандал*\*.

\*Про пьяных красильщиков тканей когда-то говорили: “насандалился”.

**Кампилотропный семязачаток.** От лат. *campe* (*campra*)\* – *изгиб, поворот* < греч. *кампа* (*kampra*) – *гусеница* и *trapos* – *поворот*. Изогнутый семязачаток (см. **Атропный семязачаток**, **Анатропный семязачаток**).

\*В переносном смысле – *уловки, увёртки*.

**Камптотелия.** От греч. *kamptos* – *изгиб, наклон* (*кампа* (*kampra*) – *гусеница*) и *teleia* (*melos*) – *конечность*. Искривление конечностей.

**Камптоспазм.** От греч. *kamptos* – *изгиб, наклон* и *spasma* – *судорога*. Наклон туловища вперёд (судорожные поклоны при психической или неврогенной патологии). Синонимы – “судорога приветствия”, “салаамова судорога”, “кивательная судорога” (англ. *nodding spasm* – “поклоны дурака”).

**Камфора.** От араб. *kafur* < санск. *karuraga* (*капура*) – *белая*. Бициклический терпен\* – твёрдый продукт окисления борнеола, издавна используемый в кардиологической практике как средство, возбуждающее сердечную деятельность. Содержится в эфирных маслах многих растений, но особенно много камфоры в древесине и листьях камфорного лавра\*\*. В настоящее время камфору получают синтетическим путём из скипидара (см. **Борнеол**).

\*Содержит два изопреновых звена, как *ментол* и *цитронеллол*. Соединения, состоящие из трёх изопреновых звеньев, называются *сексвитерпенами*.

\*\*Называют также “каепутовое дерево” (от малай. *kauputi* – *белое дерево*).

**Канаванин\*.** Диаминомонокарбоновая аминокислота, представляющая собой оксигуанидиновое производное аргинина (структурный аналог аргинина), присутствующее в семенах многих бобовых растений. Вызывает угнетение роста грибов, некоторых бактерий и высших растений, которое может быть “снято” аргинином (канаванин как бы подменяет действие аргинина и, тем самым, проявляет антивитаминные свойства). При прорастании семян содержание канаванина резко падает.

\*Термин образован от названия растения семейства бобовых *канавалии*, в семенах которой был впервые обнаружен *канаванин*.

**Каналопатии.** Общее название группы заболеваний, обусловленных нарушениями функционирования мембранных каналов, в частности, ионных каналов, переносчиков ионов калия ( $K^+$ ) и натрия ( $Na^+$ ) (натрий/калиевые насосы). Именно нарушения в функционировании этих

каналов в сердечной мышце, обусловленные определёнными мутациями в генах, кодирующих каналные белки, связывают со случаями внезапной смерти человека.

**Канал щелевого контакта.** Структура щелевого контакта клетки, представляющая собой полуканал (коннексон). Два таких полуканала соседних клеток образуют единый канал щелевого контакта (см. **Коннексоны**).

**Кандидозы.** Заболевания, вызываемые грибами рода *Candida*\* (откуда и произошло название и греч. -osis – *состояние*). Синонимы – *монилиозы, микозы, кандидомикозы*.

\*От лат. candidum – *белизна, белый цвет, белок (блестеть)*. От этого же слова образовано название учёной степени *кандидата наук* (candidatus – *человек, одетый в белые одежды*).

**Канеин.** Нервнопаралитический яд, вырабатываемый рослянкой; содержится в капельках жидкости на волосках и убивает прилипших насекомых.

**Канкроид\***. От лат. cancer – *злокачественная опухоль* и греч. eidos – *сходство, вид*. Буквально, похожий на рак, напоминающий рак (плоскоклеточный рак кожи). Новообразования с меньшей злокачественностью, чем другие карциномы кожи. Описаны у тибетских горцев, отогревающихся горячими флягами с водой, которые вызывают повторные ожоги разной степени.

\*Устаревший термин.

**Канкрофилия.** От лат. cancer – *злокачественная опухоль* и греч. philia – *склонность*. *Канкрофилия* – формирование условий, способствующих возникновению злокачественных образований (в переносном бытовом смысле, читай, что эти условия – невежество и глупость как самые дорогостоящие вещи на свете, одно из них, например, курение).

На русский язык слово cancer переводится как *рак*, или *краб*; в немецком языке *Krebs* (биохимики вспомнят цикл трикарбоновых кислот, названный именем немецкого биохимика Ганса (Ханса) Кребса\*), что в первоначальном, древнем смысле означает *впивающийся*. Название возникло оттого, что многие солидные (твёрдые) опухоли своими очертаниями очень сильно напоминают краба. Считают, что слово cancer восходит к индоевропейскому “орк”, которое по значению совпадает с литовским “ёрке” и латышским “ерке”. В медицине встречаются и другие зооморфные названия болезней и пороков. Вспомните, например, устаревшее название стенокардии – “грудная жаба”, или аутоиммунное заболевание, называемое “системная красная волчанка”, а также паразитарное заболевание под названием “слоновость”. Некоторые пороки развития также имеют зооморфные названия, например, “заячья губа” или *лагостема* (греч.) (англ. harelip), “волчья пасть” и *фокомелия* (ластообразные конечности).

\*Нобелевского лауреата, открывшего этот небольшой, но основополагающий метаболический цикл в 30-х годах XX века в университете Шеффилда (Великобритания), где Кребс работал после бегства от фашистов.

**Каннабидиол.** От лат. названия индийской конопли *Cannabis sativa* и *диол*. Каннабиноид конопли. В экспериментах на крысах показано, что каннабидиол обладает способностью подавлять развитие раковых опухолей (см. **Каннабиноиды**).

**Каннабиноиды.** От лат. названия индийской конопли *Cannabis sativa* (где лат. *cannabis* < греч. *cannabus* – *конопля, пенька*) и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Недавно было обнаружено, что головной мозг человека вырабатывает специальные соединения – эндогенные каннабиноиды (эндоканнабиноиды), родственные веществам, содержащимся в индийской конопле\* (*Cannabis sativa*), откуда и возникло их название, а также в получаемых из конопли марихуане и гашише (от араб. хашиш, (*hasis*) – *трава*). Биологическая роль эндогенных каннабиноидов заключается в том, что центральная нервная система производит их для своей защиты от чрезмерного возбуждения нейронов. Уже обнаружены также гены, контролирующие синтез эндогенных каннабиноидов. Это говорит о том, что головной мозг производит всё необходимое для своего функционирования.

Считается, что каннабиноиды обладают огромным фармакологическим потенциалом, поскольку принимают участие в процессах регуляции чувства боли, формирования памяти, а также в процессах воспаления и нейродегенерации, например, при болезни Паркинсона и т. д. Уже выпускаются препараты, снимающие тошноту, возникающую в результате лечения *цитостатиками* (веществами, подавляющими деление клеток; к сожалению, не только в растущих опухолях!), или после сеансов облучения у пациентов, страдающих онкологическими заболеваниями (см. **Дронабинол, Каннабидиол**). К таким вспомогательным при химио- и радиотерапии препаратам относится, например, синтетический каннабиноид *набилон* (*nabilon*). В то же время, соединения, входящие в состав индийской конопли (например, *каннабидол, тетрагидроканнабид(н)ол*), снижают иммунитет. Любители “травки” чаще болеют простудными заболеваниями и страдают от опухолей, поскольку эти соединения снижают выработку клетками фактора некроза опухолей (TNF), что и увеличивает вероятность возникновения рака. В целом, принимаемые наркоманами каннабиноиды тормозят продукцию и активность собственных (эндогенных) каннабиноидов, что негативно сказывается на многих функциях мозга. При лечении наркозависимости для предотвращения тяги к наркотикам блокируют каннабиноидные рецепторы.

\*В 2011 г. был расшифрован геном конопли.

**Каннибализм.** От фр. *cannibalisme* < лат. *cannibale* – *людоед* (канниба – *отважный*). 1. Людоедство. Считается, что “естественный”

(гастрономический) каннибализм провоцируется недостаточностью в пище поваренной соли. Хорошо известно, что людоедство было (?) распространено среди популяций, живущих в тропических регионах планеты (пояс тропических лесов), где встречается выраженный недостаток соли в пищевом рационе из-за недостатка её в природе (см. **Антропофагия**).

2. Поедание животными других особей своего вида (в том числе и детёнышей)\*. Каннибализм во время соития (половой каннибализм) – явление чрезвычайно распространённое среди различных видов животных; оно известно, например, для многих видов пауков, когда самки поедают своих половых партнёров (см. **Копуляция**). Самцы богомола также съедаются самками во время спаривания. Процесс начинается с откусывания головы у самца, в результате чего у него усиливается эякуляция. Половой каннибализм описан и для скорпионов. Самец может быть съеден, если плохо “станцует” и не возбудит самку. Подобный каннибализм способствует увеличению численности потомства (дополнительное полноценное питание для самки), а также удлинению процесса передачи спермы съеденного самца, что гарантирует появление потомства именно от него (жертва ради гарантированного генетического успеха). Следует подчеркнуть, что у животных самки – далеко не лучшая половина. В подтверждение сказанному с эстетической точки зрения достаточно вспомнить внешне отвратительных и злобных самок пятнистых гиен, превышающих по размерам самцов, и обладающих огромными пенисоподобными клиторами (для самок гиен характерен высокий уровень тестостерона). Наконец, половой каннибализм отмечен и у болотного чудовища – южно-американской анаконды\*\*. У многих видов хищных рыб, например, окуней, крупные особи поедают более мелких собратьев. Каннибализм характерен для африканских хищных рыб *терапонов*, которых также называют *полосатыми водными собаками*, которые считаются своеобразным африканским ответом пираниям. Некоторые виды гекконов (эублефары), а также комодские вараны (как матери, так и отцы) могут поедать своих детёнышей, а также более мелких сородичей, которым ещё нет 4-х лет (поэтому молодые варанчики очень хорошо лазают по деревьям, спасая свою жизнь). Саламандры едят дальних родственников, а при нужде и своих детёнышей. Самки кузнечиковых хомячков в случае нехватки пищи поедают своё потомство. Иногда это делают и домашние кролики. Пчелиная королева-матка съедает яйца других маток (маток-трутовок). Личинки жука-плавунца при отсутствии мотылей едят друг друга. При этом они впрыскивают в жертву пищеварительные ферменты, а затем высасывают образовавшийся химус. У больших белых акул молодёжь (ещё по сути плодного возраста) внутриутробно поедают друг друга, и рождается обычно только один акулёнок (из 20-ти один, но длиной 1 м!). Ярко выраженный каннибализм характерен для гигантских перуанских кальмаров Гумбольта\*\*\*, называемых также “красными дьяволами” (за красный оттенок тела),

которые поедают менее крупных собратьев. Красные земляные крабы с острова Рождества во время миграции к океану поедают своих погибших собратьев. Некоторые виды гребневики (*Beroë*) поедают других гребневики (см. **Ктенофоры**). Самцы медведей, в частности, гризли, иногда становятся каннибалами для своих медвежат. Отмечено также, что белые медведи при длительном существовании на материке иногда превращаются в каннибалов, что совершенно не свойственно медведям, находящимся на льду. Интересно также отметить, что через каннибализм европейские сомы регулируют численность популяции (см. **Матрифагия**). Наконец, хорошо известно, что домашние куры в результате социального подражания (обучения) могут приобретать каннибалистические наклонности по отношению к отдельным особям.

\*Самец африканской лягушки-водоноса – один из самых заботливых отцов; он может отчаянно защищать свой очень большой выводок (до 4 тысяч головастика), но для собственного прокорма, чтобы не ослабнуть, поедает их. Гавиалы случайно ночью могут поедать свой молодняк, при этом защищая его днём. Полярная сова при недостатке леммингов может скармливать погибших от голода птенцов оставшимся живыми птенцам. Самки иорданских скорпионов могут пожирать своё потомство. Маленькие скорпиончики должны забраться самке на спину, где оказываются в безопасности. Также более крупные скорпионы поедают своих мелких собратьев. Каннибализм у пустынных скорпионов зависит от пищевых условий. Когда пищи много они тратят избыток энергии на размножение и увеличение численности популяции, как бы запасая энергию и воду в своём потомстве на случай возможного неблагоприятного будущего (заготавливают “живые консервы”). При ухудшении пищевой ситуации начинается каннибализм. Именно за счёт замыкания пищевой цепочки внутри популяции, приводящей к сокращению численности, скорпионы умудряются выживать, в казалось бы, несовместимых с жизнью условиях жарких пустынь.

\*\*В брачный сезон вокруг самки собираются более десятка самцов, и вместе они свиваются во вполне дружелюбный клубок, который может просуществовать в течение одного месяца. Соревнование за спаривание между самцами протекает без проявления видимой агрессии. Её нет и со стороны более крупной самки. Однако после спаривания самка может проглотить нескольких самцов, поскольку следующие 7 месяцев она не ест, и ей надо набрать нужную массу тела. Самка не откладывает яйца, а рождает до 80-ти вполне готовых к жизни детёнышей, длиной около 1 м, которые, несмотря на её склонность к каннибализму, какое-то время остаются с ней.

\*\*\*Название получили от холодного течения Гумбольта в Тихом океане, проходящего вдоль Южной Америки.

**Каноническая последовательность.** От греч. *kanon* – *правило, предписание*. Усреднённая (идеальная) последовательность ДНК,

в которой в каждой позиции представлены нуклеотиды, наиболее часто встречающиеся в реальных ДНК.

**Кантаксантины.** Вещества, по химической природе сходные с провитамином А, или каротином. Впервые выделены из грибов лисичек (обуславливают их желтый цвет). Широко использовались в таблетках для искусственного загара, пока не стало ясно, что эти вещества опасны для здоровья, поскольку откладываются не только в коже, обеспечивая ей желто-коричневый оттенок, но и во внутренних органах, а также в сетчатке глаз, что вызывает патологическое состояние, называемое “синдромом золотой пыли”.

**Кантаридин.** От греч. *kantharos* – жук и *eidōs* – сходство. Токсическое производное тетрагидрофурана (амнион); содержится в половых железах и гемолимфе жуков-маек (семейство *Meloidae*). Отпугивает хищных насекомых и оказывает сильное раздражающее действие на слизистые оболочки млекопитающих. Эти жуки издавна используются для приготовления *афродизиака* под названием “шпанская мушка”, который вызывает жжение половых органов (раздражение слизистых оболочек и кожи), а также нередко боли в животе, тошноту и рвоту (при неумелом использовании и в больших дозах может приводить к судорогам и даже смерти).

**Кантариды.** От греч. *kantharos* – жук. Жуки-нарывники из семейства *Meloidae*. Другое распространённое название “шпанские мушки”, спиртовая вытяжка которых со времён римского императора Августа (31 г. до н.э. – 14 г. н.э.) и до наших дней используется как сильный *афродизиак\**. Неизвестно почему возникла путаница в названии, но в сексологии оно осталось до сих пор. Жуки-нарывники, вырабатывают ядовитый амнион *кантаридин* – вещество, сильно раздражающее слизистые оболочки, применение которого опасно для здоровья (см. **Кантаридин**).

\*Афродизиак – средства, усиливающие половое чувство.

**Кантарофилия.** От греч. *kantharos* (*skathari*) – жук и *philia* – склонность. Способ перекрёстного опыления у некоторых растений (например, саговниковых) с помощью жуков.

**Канцер.** От лат. *cancer, carcinoma* (*oma* – опухоль) < греч. *karkinos* – краб, рак. Злокачественная эпителиальная опухоль, прорастающая окружающие ткани и способная к метастазированию. Синоним – *карцинома* (*carcinoma*) (см. **Рак**).

**Канцерогенез.** От лат. *cancer* – рак и греч. *genesis* – происхождение, начало. Процесс формирования злокачественной опухоли, обусловленный, если относится к этой проблеме афористично, “генетическим роком” и этот взгляд в настоящее время считается правильным (см. **Опухолевая трансформация, Клональная экспансия**). Синоним – *онкогенез*.

**Канцерогены.** От лат. *cancer* – рак и греч. *genesis* – происхождение. Собирательное название различных веществ (субстанций) и физических факторов внешней среды, вызывающих изменения в генетическом

аппарате клетки и её последующую опухолевую трансформацию (с учётом индивидуальной чувствительности, которая может быть различной!). Канцерогены могут иметь химическую, вирусную\*, гормональную природу, или быть физическими факторами (ионизирующее и ультрафиолетовое излучения)\*\*. Канцерогены часто подавляют иммунную систему, которая в норме ослабевает только в старости, вот почему рак преимущественная прерогатива пожилого возраста. В то же время наследственные, генетические формы рака бывают у детей и молодых людей. Например, к канцерогенам, повинным в возникновении рака печени, относится *афлатоксин* (см. **Афлатоксин**), а мочевого пузыря и мочеиспускательного канала – ароматические амины, такие как *β-нафтиламин* (наиболее сильный канцероген), *бензидин* и *орто-толуидин*. Окружающая среда сильно загрязнена бензо-3,4-пиреном, бензатраценом, флюорантеном и холантеном. Последние два углеводорода содержатся в саже и гудроне. К сильнейшим канцерогенам относятся гидразины (входят в состав ракетных топлив) и нитрозамины, которые обладают органотропным эффектом (средством к определённому органу). Онкологи считают, что мы живём в “окружении канцерогенов”, а возможности загрязнения канцерогенами пищевых продуктов беспредельны! (см. **Тест на канцерогенность**). К физическим природным канцерогенам повседневности следует отнести радиоактивный газ *радон* – альфа-излучатель, а также его производные продукты. Радон образуется в радиоактивных рудах и минералах и, поступая с грунтовым воздухом на поверхность Земли, скапливается, поскольку он тяжелее воздуха в 10 раз, в подвальных помещениях, а также на нижних этажах зданий (он может также поступать в помещения с водопроводной водой, бытовым газом и выделяться строительными материалами). Во многих странах этот газ оказывается второй после курения причиной возникновения рака лёгких (см. **Опухолевая трансформация, Клональная экспансия**).

*Хорошо известно, что абсолютное большинство случаев онкологических заболеваний связано с загрязнением окружающей среды. При этом человечество истово надеется на появление чудесного средства, избавляющего от рака, продолжая неослабно загаживать всё вокруг. Но самый безжалостный канцероген – это старость!*

\*Канцерогенные онковirusы, например, вирус папилломы человека, вирусы гепатита В и С. Считается, что 12 % всех опухолевых заболеваний в мире связаны с онковirusами.

\*\*В 14-м докладе Национальных Институтов Здоровья (NIH), США по канцерогенам, опубликованном в ноябре 2016 г., список известных канцерогенов достиг 248. В число добавленных в новый перечень канцерогенов попали пять вирусов, включая вирус Эпштейна-Барр, вирус иммунодефицита человека, вирус герпеса 8-го типа\*\*\*, полиома вирус клеток Меркеля и Т-лимфотропный вирус человека типа I,

а также *кобальт* (влияние на канцерогенез предполагается) и промышленный растворитель *трихлорэтилен*.

\*\*\*Вызывает саркому Капоши (см. **Саркома Капоши**).

**Канцерофобия.** От лат. cancer – *рак* и греч. phobos – *страх*. Паническая боязнь заболеть раком.

**Капактины.** От англ. cap – *колпачок, шапочка* и *актин*. Белки, покрывающие концы актиновых нитей. Синоним – *кэпирующие* белки.

**Капацитация.** От лат. capacitas (capacitatis) – *способность* (англ. capacity – *вместимость, способность*). Физиологический процесс приобретения сперматозоидом способности к оплодотворению под действием секретов, вырабатываемых стенками матки и яйцеводов\*. Капацитация приводит к разрушению мембраны и освобождению ферментов, находящихся в области акросомной шапочки (“cap”). Этот процесс называют также *акросомной реакцией* (см. **Акросома, Декапацитация**).

\*У млекопитающих сперма, не прошедшая через половые пути самки, не способна оплодотворять яйца *in vitro*. Для этого необходимо подействовать на неё определёнными *капацитирующими* факторами (их комплексы различны для разных животных).

**Капиллий.** От лат. capillaris – *волосяной, волосной* < capillus – *волосы* и греч. kytos – *клетка*. Скопление нитевидных упругих волокон сосудистой ткани, формирующих вперемежку со спорами плодовые тела (спорангии) у некоторых грибов (например, у дождевиков из гастеромицетов) и миксомицетов. Капиллий способствует разрыхлению массы из спор и лучшему их распространению (см. **Эталии**).

**Капилляры.** От лат. capillaris – *волосяной, волосной* < capillus – *волосы*. Очень тонкие кровеносные сосуды, соединяющие артериальную систему с венозной. Относятся к терминальному\* (микроциркуляторному) сосудистому руслу, так как именно в капиллярах осуществляется обмен между кровью и интерстициальной жидкостью. (*В капиллярах кровь в течение длительного времени соприкасается с очень большой совокупной поверхностью\*\**, на которой и осуществляются обменные процессы). В отличие от крупных сосудов капилляры не имеют мышечной стенки. В зависимости от строения стенки различают три типа капилляров: 1. Капилляры с непрерывной стенкой, образованной сплошным слоем эндотелиальных клеток. Встречаются в мышечной, жировой, соединительной тканях, а также в микроциркуляторном русле лёгких. 2. Фенестрированные капилляры (см. **Фенестрированный**). Характерны для почечных клубочков и слизистой оболочки кишечника. 3. Капилляры с прерывистой стенкой, содержащие большие интерстициальные просветы, через которые могут проходить не только жидкость, но и клетки. Такие капилляры характерны для костного мозга, синусов печени и селезёнки.

\*Совокупность сосудов от артериол до венул (включая метартериолы) относится к терминальному микроциркуляторному руслу.

\*\*Если допустить, что капилляры распределены равномерно в тканях (хотя это не так), то в среднем получается приблизительно 1,5 м<sup>2</sup> обменной поверхности на 100 г ткани (обычно приводят цифру обменной поверхности капилляров, равную 6000 м<sup>2</sup> на весь организм; при этом общая длина всех капилляров организма человека составляет примерно 100 тысяч км. (Подсчёт длины таких сложных, трёхмерных, переплетённых волокнистых структур, проводят с применением видоизменённого стереологического метода, изначально предложенного Бюффоном\*\*\*) Существует формула, разработанная в 1970 г. проф. С. М. Блинниковым, для определения удельной длины (т. е. длины в единице объёма) кровеносных сосудов в головном мозгу по следам сосудов на срезах мозга.

\*\*\*Жорж Луи Леклерк Бюффон (Buffon, 1707–1781) – французский естествоиспытатель, директор Ботанического сада в Париже. В отличие от К. Линнея отстаивал идею изменяемости видов под влиянием условий окружающей среды.

**Капнины.** От названия рода бактерий *Carpocytophaga* из группы *Flavobacterium*. Нетипичные липидные компоненты плазматических мембран бактерий группы *Flavobacterium*. Представляют собой длинноцепочечные 1-сульфоно-3-гидроксизамещённые алкильные соединения. Функциональная роль не известна, возможно, участвуют в скользящем движении клеток.

**Каппа-частицы (к-частицы).** Рибонуклеопротеидные частицы – форма цитоплазматической наследственности, которые могут переходить от одной особи к другой в процессе конъюгации парамеций. Выделяются в среду обитания и при контакте с “чувствительными” особями убивают их. Поэтому каппа-частицы называют признаком “убийцы” (killer).

**Капсаицин (капсаин).** От лат. *capsicum* – *перец*\* < *capra* – *сумка*. Алкалоид перца (особенно много его в едком (горьком) перце)\*\* , отвечающий за жгучий (пряный) вкус. Повышает порог болевой чувствительности и стимулирует выброс эндорфинов. Установлено, что капсаицин открывает трансмембранные кальциевые каналы в нейронах (см. **Гормезис**). Считается также, что жгучий перец, стимулирует центры удовольствия (вознаграждения), действуя как *афродизиак*. На основе капсаицина производят болеутоляющее средство – специальный пластырь, раздражающий кожу и усиливающий местное кровоснабжение. Издавна настойки и мази из жгучего перца применяли при ревматических болях.

\**Piper nigrum* – *перец чёрный* (пряность). Плоды перца едкого содержат алкалоиды *пиперин* и *пиперидин*. Овощной перец – *капсикум* (паприка).

\*\*Едкие сорта перца – китайский жгучий, чили, кабанеро.

**Капсид (капсида).** От лат. *capsula* – *ящичек, ларчик* и греч. *eidōs* – *сходство, вид*. Белковая оболочка с высокоупорядоченной структурой, состоящая из структурных единиц *капсомеров*, расположенных в строго геометрическом порядке. Внутри капсида находится свёрнутая

определённым образом молекула нуклеиновой кислоты вируса, образующая комплекс с белками капсида (см. **Нуклеокапсид**). Синонимы (образные) – *футляр, чехол*.

**Капсомеры\***. От лат. *capsula* – *ящичек, ларчик* и греч. *meros* – *часть*. Структурные белковые субъединицы, агрегирующие вокруг нуклеиновой кислоты вируса с образованием *нуклеокапсида*. Каждый капсомер состоит из одного или нескольких белков, образующих, как правило, сферическую частицу, иногда с центральным отверстием (см. **Нуклеокапсид**).

\*Термин предложили немецкие исследователи Вилди и Хорн (Wildy P., Horne R.W., 1960).

**Карапакс**. От лат. *carapax*, где *caro* – *мясо* и *рах* – *мир, покой*.  
1. Спинной щит панциря современных черепах. Черепахи удивляют своей внешней несуразностью, но титул эволюционных триумфаторов безусловно принадлежит им (см. **Пластрон**).

*“Из чего твой панцирь черепаха?” –  
Я спросил и получил ответ:  
“Он из мной накопленного страха;  
Ничего прочнее в мире нет”.*

Лев Халиф

2. Головогрудной щит (панцирь) у ракообразных (например, у речного рака), в котором утрачена сегментация. У некоторых видов может разрастаться настолько, что образует своеобразную раковину, полностью закрывающую тело животного.

**Карбоксисомы**. От лат. *carbo* – *уголь*, греч. *oxys* – *кислый* и *soma* – *тело*. Мембранные структуры некоторых прокариотических клеток, содержащие рибулозодифосфаткарбоксилазу.

**Карго**. От англ. *cargo* – *груз*. Термин для обозначения любой макромолекулы (растворимых или мембранных белков, РНК или липидов), транспортирующихся из одного компартмента клетки в другой (молекулы, перевозимые как груз). Молекулы *карго* содержат последовательности или отличительные особенности структуры (модификации), служащие “визитной карточкой”, определяющей их направление в тот или иной компартмент клетки. Некоторые молекулы *карго* могут переноситься в транспортных везикулах.

**Карбохолин**. От лат. *carbo* – *уголь* и *холин*. Соединение, сходное по физиологическому действию с ацетилхолином.

**Карбункул**. От лат. *carbunculus* – *уголёк* < *carbo* – *уголь*. Глубоко локализованное в коже, быстро развивающееся гнойное воспаление нескольких волосяных фолликулов и сальных желёз с образованием между ними ходов, сопровождающееся лихорадкой, недомоганием и слабостью. Название дано из-за возникающего в центре очага воспаления черного стержня (“уголька”), состоящего из некротизированной ткани. Синоним – *большой чирей*.

**Кардиоваскулярный центр.** От греч. *kardia* – *сердце* и *vas* – *сосуд*. Область продолговатого мозга, в которой располагаются нейроны, участвующие в поддержании и регуляции артериального давления. Синоним – *сердечно-сосудистый центр*.

**Кардиолипид\*.** От греч. *kardia* – *сердце* и *lipos* – *жир*. Необычный фосфолипид (дифосфатидилглицерин, который образуется при взаимодействии двух остатков фосфатидовой кислоты и глицерина), встречающийся только у прокариот и во внутренних мембранах митохондрий и пластид\*\*. Составляет около 20 % всех липидов и обеспечивает непроницаемость внутренних мембран для большинства небольших молекул, за исключением очень мелких, таких как O<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O (см. **Кристы**).

\*Впервые был выделен из сердечной мышцы, откуда и получил своё название.

\*\*Отсюда следует, что внутренняя мембрана различных пластид (пластов) и митохондрий по своему составу сходна с бактериальной плазматической мембраной, что подтверждает представление о симбиотическом происхождении митохондрий и пластид.

**Кардиомиоциты.** От греч. *kardia* – *сердце*, *mys* – *мышца* и *kytos* – *клетка*. Клетки сердечной мышцы.

В 2012 г удалось перепрограммировать клетки кожи человека\*, используя три транскрипционных фактора Oct4, Sox2 и Klf4\*\* (факторы Яманаки), в плюрипотентные стволовые клетки (hiPSC), подобные эмбриональным стволовым клеткам, из которых на следующем этапе вырастили функционирующие кардиомиоциты.

\*Клетки забирали у людей старше 50-ти лет!

\*\*В подобных экспериментах по перепрограммированию дифференцированных клеток обычно используется также транскрипционный фактор c-Myc, ген которого относится к клеточным протоонкогенам (ранний протоонкоген c-myc), что всегда вызывает опасения из-за возможной онкогенной трансформации стволовых клеток в организме реципиента.

**Кардионевроз.** От греч. *kardia* – *сердце*, *neuron* – *нерв* и *-osis* – *состояние*. Нейроциркуляторная дистония. Синоним – “*сердце солдата*” (англ. “soldier’s heart”).

**Кардиопэччи (англ. Cardiopatches).** От греч. *kardia* – *сердце* и англ. *patch* – *заплата, пятно*. Название лоскутов сердечной мышцы, выращенных искусственно из перепрограммированных клеток человека в виде “заплаты”, способной покрывать область инфаркта миокарда. Кардиопэччи, полученные методом трёхмерного культивирования кардиомиоцитов, предназначены для терапевтических целей. Они способны к нормальной электромеханической активности и обладают всеми атрибутами сердечной мышцы. Уже опробованы в экспериментах на мышцах и крысах. Синоним – *кардиозаплаты*.

**Кардиоспазм.** От греч. *kardia* – *вход в желудок* и *spasma* – *длительное сокращение мышц*. Нарушение проходимости пищевода в области нижнего пищеводного сфинктера (в области кардии – входа пищевода в желудок на уровне диафрагмы).

**Кардия.** От греч. *kardia* – *вход в желудок*. Верхняя часть желудка, в которую входит пищевод (верхнее отверстие желудка). Предохраняет от обратного забрасывания содержимого желудка в пищевод. Синонимы – *кардиальная часть желудка, кардиальное отверстие, переход пищевода в желудок*.

**Кардол.** Ядовитое вещество орехоподобных плодов кешью – бразильского дерева кешью (акажу) семейства сумаховых рода *Anacardium*, откуда и произошло название токсина. Кардол содержится в жидкости, локализующейся в оболочках плода, под скорлупой (скорлупное масло), поэтому кешью продают только очищенными и специально обработанными. Скорлупная жидкость, попадая на кожу и слизистые оболочки, вызывает отёк и сильнейшие ожоги, приводящие к возникновению ран и образованию рубцов. Синоним – *анакарулевая кислота*.

**Кариогамия.** От греч. *karyon* (*χαρυον*) – *ядро ореха* (ядро клетки) и *gamos* – *супружество, брак*. Слияние гаплоидных ядер гамет с образованием диплоидного ядра зиготы в результате оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом.

В Древней Греции *кариями* назывались ореховые рощи, а также девушки, гулявшие в этих рощах и распевавшие песни. В архитектуре колонны в виде женских скульптурных фигур, поддерживающие свод здания, называются *кариатидами*.

**Кариограмма.** От греч. *karyon* – *ядро ореха* и *gramma* – *письмо*. Фотографическое изображение кариотипа клетки (см. **Кариотип**).

**Кариокинез.** От греч. *karyon* – *ядро ореха* и *kinesis* – *движение*. Непрямое деление клетки (митоз). Термин, первоначально был введён в клеточную биологию в 1878 г. немецким цитологом Шлейхером, но затем заменён на более точный и привычный для нас термин *митоз* (см. **Митоз**).

**Кариолемма.** От греч. *karyon* – *ядро ореха* и *lemma* – *кожица, оболочка*. Ядерная оболочка.

**Кариомер.** От греч. *karyon* – *ядро ореха* и *meros* – *часть*. Морфологическая структура в телофазной клетке, представляющая собой заново образованную вокруг каждой хромосомы ядерную оболочку, подстилаемую ламиной и несущую ядерные поры. В дальнейшем происходит слияние кариомеров и образование полноценной ядерной оболочки, заключающей внутри себя все хромосомы и кариоплазму, а сам процесс образования оболочки описывается механизмом самосборки (см. **Ядерная оболочка, Митоз, Ортомитоз, Плевромитоз, Самосборка**).

**Кариоплазма.** От греч. *karyon* – *ядро ореха* и *plasma* – *нечто вылепленное*. Жидкое содержимое ядра (ядерный сок), в котором

распределён (погружён) ядерный матрикс и хроматин. Кариоплазма менее вязкая, чем цитоплазма. В ней протекают многие процессы, связанные с ядерным метаболизмом и внутриядерным транспортом РНК и белков. Синонимы – *нуклеоплазма, кариолимфа* (устар.).

**Кариорексис.** От греч. *karuon* – *ядро ореха* и *rhexis* – *разрыв*. Процесс разрушения ядра клетки, его деструкция с образованием округлых фрагментов ядра в результате клеточной агонии. Образование зрелых эритроцитов из эритробластов сопровождается кариорексисом с образованием телец Жолли, распадающихся (лизирующихся) в дальнейшем. Этот процесс можно рассматривать как особую форму ядерного апоптоза. Думается, что включение его в опухолевых клетках – перспективный терапевтический метод элиминации их из организма.

**Кариотип\***. От греч. *karuon* – *ядро ореха* и *typos* – *образец, форма*. Группа признаков, по которым можно идентифицировать конкретный хромосомный набор. Иначе, совокупность числа, величины и формы (морфологии) хромосом, характерные для каждого отдельного вида. Структура кариотипа не зависит от типа клеток данного организма. Кариотип *может* служить таксономическим (систематическим) признаком\*\*, поэтому кариотип – это хромосомный комплекс вида (см. **Полиморфизм числа хромосом**). Кариотип может быть представлен в виде схемы, носящей название *идиограммы* (кариограммы, или цитологической карты), на которой пары гомологов располагаются рядами в порядке уменьшения размеров. Следует отметить, что нет никакой закономерности между числом хромосом и сложностью организма. Кариотип человека представлен 23 парами хромосом\*\*\*. Синоним – *хромотип*.

\*Понятие “кариотип” ввёл в 1924 г. советский ботаник и цитолог Григорий Андреевич Левитский (1878–1942)..

\*\*Ещё в 1882 г. Вальтер Флемминг пришёл к выводу о постоянстве числа хромосом в клетках организмов одного вида. Однако встречаются и исключения, например, почти все виды кошачьих имеют идентичные наборы (38 хромосом). (Столько же хромосом у лисицы, ящерицы прыткой, а из растений у рапса, брюквы, осины, ивы и винограда.) Известно также, что разные популяции одного вида могут сильно различаться по числу хромосом (такая ситуация характерна, например, для мышей полёвок, у которых наблюдаются *добавочные хромосомы*). У разных видов мелких оленей мунтжаков гаплоидный набор хромосом варьирует от 3 до 23 хромосом. У муравьёв *Myrmeica* есть родственные виды с 1 и 32 хромосомами (здесь интересно отметить, что наборы хромосом разные, а организмы практически одинаковые).

\*\*\*С 1921 года считалось (с подачи американского цитолога Теофилуса Пейнтера, исследовавшего сперматоциты человека), что у человека, как у гориллы, орангутана и шимпанзе, 24 пары хромосом. И только в 1955 г. индонезиец (яванец) Джо-Хин Тью (Тю) (Joe Hin Tjio, 1916–2001) и швед Альберт Леван (A. Levan, 1905–1998), работавшие

в Университете Лунда (Швеция) и предложившие метод “давленных препаратов”\*\*\*\*, провели точное определение кариотипа человека. Именно они показали, что истинный кариотип человека представлен 46 хромосомами (23 пары).

\*\*\*\*В результате сжатия клеток на препаратах все хромосомы оказываются разбросанными в одной плоскости и их легко можно подсчитывать.

Сравнение особенностей чередования хромомеров (тёмных полос) на хромосомах человека и шимпанзе показало, что 2-я хромосома человека возникла в результате слияния двух предковых форм хромосом обезьяны. Это обеспечило репродуктивную изоляцию наших далёких предков от близкородственных видов. Позднее Теодор Пак и Джо-Хин Тью разработали метод определения кариотипа человека по лейкоцитам крови, в результате чего были обнаружены многочисленные отклонения в хромосомном наборе, связанные с дефектами развития и тяжёлыми наследственными заболеваниями.

Согласно номенклатуре, принятой в 1960 г. на международной конференции в Денвере (США) хромосомы человека делятся на 7 групп. Группы обозначаются буквами А, В, С, D, Е, F и G, а в пределах групп хромосомы нумеруются арабскими цифрами, согласно уменьшению размера. Половые хромосомы обычно выносят в отдельную 23-ю пару.

**Кариоферины.** От греч. *karyon* – *ядро ореха*, лат. *fero* – *носить* и греч. *protein* – *белок*. Общее название семейства родственных белков-рецепторов ядерного транспорта, связывающих и переносящих в ядро молекулы различных белков. Кариоферины, например, участвуют в импорте всех известных рибосомных белков. К семейству кариоферинов также относится и экспортин-t, служащий экспортёром для полностью процессированных тРНК.

**Кариофильные белки.** От греч. *karyon* – *ядро ореха* и *phileo* – *люблю*. Белки ядерной локализации, способные транспортироваться через ядерные поры в ядро. Содержат определённые последовательности аминокислот – *nuclear localization sequences*, NLS – *последовательности ядерной локализации*), с которыми связываются белки импортины (см. **Импортины**). Цитоплазматические филаменты порового комплекса узнают NLS-последовательности, локализованные на С-конце кариофильных белков, и обеспечивают их прохождение через транспортёр (см. **Кариофильный сигнал**).

**Кариофильный сигнал.** От греч. *karyon* – *ядро ореха* и *phileo* – *люблю*. Фибриллярная С-концевая структура (аминокислотный домен NLS)\* кариофильных белков, обеспечивающая их транспорт в ядро через ядерные поры. Белок, несущий NLS домен, связывается с белками *импортинами* ( $\alpha$  и  $\beta$ ) и закрепляется на цитоплазматических филаментах порового комплекса. Затем этот комплекс входит в ядерную пору, содержащую *транспортёр* (см. **Транспортёр, Импортины**).

\*Домен обогащён основными аминокислотами (Lys и Arg). Так, например, кариофильный сигнал белка большого антигена (Т-антигена) вируса SV40 состоит из последовательности Pro-Lys-Lys-Lys-Arg-Lys-Val.

**Каркасный участок.** От ит. carcassa – *остов, скелет*. Консервативные последовательности аминокислот внутри варибельной области (VDJ) иммуноглобулинов, формирующие остов антигенсвязывающего центра; не вступают в контакт с молекулой антигена.

**Каркас хромосомы.** Структура, состоящая из негистоновых белков и остающаяся после удаления из хромосомы гистоновых белков и обработки её нуклеазами. Синонимы – *остов хромосомы, скэффолд хромосомы* (см. **Скэффолд**).

**Кармеллы.** От названия горы Carmel в Палестине (горного хребта в южной Галилее). Структура, состоящая из стопок мембран эндоплазматического ретикулума, возникающая в ответ на гиперэкспрессию некоторых мембранных белков и располагающаяся вокруг ядра (тесно связана с ядром). *Кармеллы – это резервуары для хранения избытка белков*.

**Карнитин.** От греч. karnis, kreas (лат. carnis, caro) – *мясо\**.  $\gamma$ -N-триметиламино- $\beta$ -оксимасляная кислота (L-carnitine). Присутствует в значительных количествах в мышцах (красном мясе) и в некоторых других тканях, в частности, в больших количествах карнитин содержится в сперматозоидах, а в яйцеклетке его нет. Карнитин переносит ацильные остатки жирных кислот из цитоплазмы в митохондрии с образованием ацилов кофермента А (ацетил-КоА), которые затем подвергаются окислению. Поэтому карнитин стимулирует окисление жирных кислот (см. **Карнитинный челнок**). Недостаток карнитина встречается у недоношенных новорождённых детей и обусловлен либо нарушением биосинтеза, либо повышенной “утечкой” карнитина в почках. У взрослых потери карнитина могут происходить при гемодиализе, а также на фоне органической ацидурии. На основе карнитина синтезирован *аплегин*, который заставляет работать жирно-кислотный обмен в обход обычного глюкозо-кислородного пути при гипоксии мозга. Карнитин действует также и на миокард. Кишечная микрофлора превращает безвредный карнитин в триметиламин-N-оксид (ТМАО), который, всасываясь в кровь, становится опасным для сердечной мышцы, поскольку ускоряет развитие атеросклероза. (См. R. A. Koeth et al. Intestinal microbiota metabolites I-carnitine, nutrient in red meat, promotes atherosclerosis. *Nature Medicine*, 2013, v. 19, p. 576–585).

\*У древних римлян существовало божество, укреплявшее мышцы, по имени *Carna*.

**Карнитинный челнок (переносчик).** От греч. karnis, kreas (лат. carnis) – *мясо*. Специальная транспортная система митохондрий, доставляющая в митохондриальный матрикс активированные (в форме

ацетил-КоА) жирные кислоты. Активированные жирные кислоты становятся транспортабельными после их взаимодействия с *карнитином*, превратившись в *ацилкарнитин*.

**Карнозин.** От греч. karnis – *мясо*. Дипептид  $\beta$ -Ala-His (остатки  $\beta$ -аланина и гистидина), содержащийся в мышцах позвоночных (кроме некоторых видов рыб). Ускоряет образование макроэргических соединений, таких как АТФ и креатинфосфат.

**Каротидный.** От греч. karotides (фр. karö) – *укладывать спать*\*. Относящийся к сонной артерии, сонный.

\*Название возникло из-за того, что при пережатии (компрессии) сонной артерии наступает потеря сознания (англ. unconsciousness).

**Каротидный синус.** От англ. carotid arteries < греч. karotides – *сонная артерия* и лат. sinus – *пазуха*. Место расширения общей сонной артерии перед её разделением на внутреннюю и внешнюю артерии. Рефлексогенная зона, участвующая в регуляции артериального давления и реагирующая на содержание в крови CO<sub>2</sub> и O<sub>2</sub>.

**Каротины.** От лат. carota – *морковь (Daucus carota)*. Растительные пигментные соединения (бета-каротины) – предшественники витамина А, обуславливающие характерный оранжевый цвет и питательную ценность корнеплодов моркови.

В 2016 г. был прочитан геном нантской моркови, содержащий 32 тысячи генов. Его анализ позволил установить, что линии моркови и салата-латука разошлись недавно, а пастернак, укроп и морковь составляют одно семейство. В геноме моркови содержится неизвестный ранее ген, отвечающий за накопление каротинов, а привычная оранжевая морковь появилась в XVI веке в результате селекции. Начало окультуривания моркови датируется 900-ми годами нашей эры, которое происходило на Среднем Востоке и в Центральной Азии. Дикая морковь обладает белым цветом, а первые культурные сорта были фиолетовыми или жёлтыми (судя по живописным полотнам немецких и испанских мастеров XV и XVI веков).

**Каротиноиды.** От лат. carota – *морковь (Daucus carota)* и греч. eidos – *сходство, вид*. Растительные светособирающие пигменты, содержащиеся в жёлто-красных плодах, овощах (моркови) и в других органах (прежде всего, в листьях) растений. Фотосинтетические вспомогательные каротиноиды входят также в состав водных фотосинтезирующих (фототрофных) организмов. Каротиноиды представляют собой полиеновые соединения с системой сопряжённых двойных связей, основу которых составляют длинные полиизопреноидные цепи и принадлежат к классу терпенов (тетратерпенов). Каротиноиды служат вспомогательными фотосинтетическими пигментами, поглощающими кванты света в коротковолновой части спектра. У некоторых микроорганизмов принимают участие в реакциях *фототаксиса* (см. **Фототаксис**), а также в защите клеток от *синглетного* кислорода (предотвращают вредные для клеток реакции фотоокисления) (см. **Антиоксиданты**, **АФК**).

Каротиноиды, содержащие кислород, называются *ксантофиллами*. К каротиноидам относятся  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротины\* моркови, *ликопин\*\**, *криптоксантин* и *лютеин* (содержатся в плодах и листьях томатов и перца, а также в некоторых зелёных водорослях, например, *Chlorella vulgaris*), *зеаксантин\*\*\**, *флавоксантин* (в зёрнах и листьях кукурузы), *виолаксантин* (в цветках фиалки), *тараксантин* (в жёлтых цветках одуванчиков *Taraxacum*), *неоксантин* (в листьях люцерны), *фукоксантин* (пигмент бурых водорослей), а также *оксинон*, *аппоксантин* и *лороксантин* (пигменты одноклеточных водорослей). Благодаря хорошей растворимости в жирах каротиноиды называют также *липохромами*.

\*Локализуются в *пластоглобулах* или образуют кристаллы (см. **Пластиды**). Каротины являются предшественниками витамина А.

\*\*Сильнейший природный антиоксидант и антиканцероген.

\*\*\*Характерен также для цианобактерий.

**Карпеллы.** От греч. *karpos* – *плод*. Видоизменённые листочки, называемые *плодолистиками*, из которых формируется пестик. Само название *карпеллы* указывает на то, что из плодолистиков женской части цветка (из нижней части пестика) впоследствии развивается плод. Пестик может быть построен из одного или нескольких плодолистиков (см. **Апокарпный, Ценокарпный, Гинецей**). Синоним – *пестик\**.

\*Слово *пестик* используют для названия всей совокупности плодолистиков одного цветка.

**Карпогон.** От греч. *karpos* – *плод* и *gonos* – *семя*. Женский орган полового размножения у красных водорослей в виде одной колбообразной клетки с сильно вытянутым “горлышком”, носящим название *трихогина* (см. **Трихогина**). В карпогоне из оплодотворённой яйцеклетки образуются споры (*карпоспоры*).

**Карпогенез.** От греч. *karpos* – *плод* и *genesis* – *происхождение, рождение*. Процесс формирования плода и созревания семян. Плод развивается из нижней части пестика – завязи. Реже в образовании плода принимает участие столбик и ещё реже – рыльце. Плод называется *ложным*, если в его образовании принимают участие не только пестик, но и другие части цветка, такие как основания околоцветника и тычинок, а также цветоложе.

**Карпология.** От греч. *karpos* – *плод* и *logos* – *наука*. Раздел морфологии растений, изучающий строение и образование плодов и семян.

**Каррагенаны\***. Водорастворимые полисахариды (полимеры галактозы), получаемые из красных водорослей. Обладают желеобразующими (желеобразующими) свойствами (см. **Агароза**)

\*От *карраген* – ирландский мох – промышленное название двух видов красных водорослей, из которых получают желеобразную массу, используемую для аппретирования (окончательной отделки) тканей.

**Картирование хромосом.** Определение локализации генов на хромосомах с указанием их взаимного расположения.

**Карункулы.** От лат. *caruncula* – *кусочек мяса*. Возвышения поверхности слизистой оболочки матки у жвачных животных, обусловленные утолщениями собственного слоя матки. В этих местах проходит густая сеть кровеносных сосудов, а из мышечной оболочки матки в слизистую проникают гладкие мышечные волокна. Карункулы служат для соединения с котиледонами хориона (см. **Котиледоны, Хорион**).

**Карциноген.** От греч. *karkinos* – *рак, раковая опухоль* и *genan* – *порождать*. Любое вещество, вызывающее рак. Синоним – *канцероген*.

**Карциногенез.** От греч. *karkinos* – *раковая опухоль* и *genesis* – *происхождение*. Возникновение и развитие опухоли. Синонимы – *канцерогенез, бластомогенез и онкогенез*.

**Карциномы.** От греч. *karkinoma* – *раковая опухоль* < *karkinos* – *рак* и *oma* – *опухоль*. Злокачественные опухоли, возникающие из любых эпителиальных клеток, выстилающих внутренние органы, а также из эпителиальных клеток кожи. Например, карциномы возникают из клеток протоков молочной железы, воздухоносных путей лёгких, клеток образующих слизистые оболочки желудка, кишечника\*, простаты (у мужчин), шейки матки (у женщин), мочевого пузыря\*\* и т. д. Характеризуются инвазивным ростом, атипичным строением клеток и снижением степени их дифференцировки. Карциномы могут быть недифференцированными или выглядеть как нормальный эпителий (см. **Рак, Фиброкарцинома**).

\*Чаще клеток слизистой оболочки толстой кишки у лиц обоего пола.

\*\*Карцинома мочевого пузыря человека, ассоциирована с повышенной экспрессией онкогена EJ-ras.

**Карцинома островковых клеток.** От греч. *karkinoma* – *раковая опухоль*. Секретирующая инсулин опухоль, возникающая из  $\beta$ -клеток островков Лангерганса поджелудочной железы, приводящая к постоянной гипогликемии, вплоть до развития инсулиновой комы. Клетки опухоли отличаются низкой пролиферативной активностью, но высокой миграционной способностью (метастазированием). Летальный исход для заболевшего человека наступает, когда опухоль имеет ещё очень небольшие размеры.

**Карцинома паращитовидной железы.** От греч. *karkinoma* – *раковая опухоль*. Опухоль, возникающая из клеток паращитовидной железы. Характеризуется избыточной пролиферацией клеток *in situ* и избыточной секрецией паратгормона, приводящего к нарушению метаболизма кальция.

**Карцинома эмбриональная (ЕС).** От греч. *karkinoma* – *раковая опухоль*. Опухоль, состоящая из трансформированных плюрипотентных стволовых клеток. Клетки эмбриональной карциномы представляют собой онкогенные эквиваленты недифференцированных эмбриональных стволовых клеток (ES), поскольку оба типа клеток экспрессируют ген *Fgf-4*. Потенции к развитию у разных клонов этих клеток различаются,

и они могут давать различные дифференцированные ткани (см. **Тератомы**). Синоним – *тератокарцинома*.

**Карциноэмбриональные антигены (КЭА).** От греч. *karkinoma* – *раковая опухоль* и *embryon* – *зародыш*. Антигены, встречающиеся в норме только в эмбриональной ткани. Экспрессируются также на поверхности клеток многих карцином. Другими словами, антигены опухолевых клеток, сходные с эмбриональными антигенами, откуда и произошло их название. Организм использует эти антигены для борьбы с опухолью, а в клинической практике они служат диагностическими маркерами\*, например, для диагностики рака прямой кишки (см. **Фетопротеин**).

Синоним – *раковые эмбриональные антигены (РЭА), карциномоэмбриональные антигены*.

\*Используется для диагностики опухолей с помощью узнающих их моноклональных антител (в перспективе, с присоединённой к антителам радиоактивной меткой для *радиографии* и *радиотерапии*).

**Каспазы.** От англ. *caspsases*, где первая буква “с” взята от слова *cysteine* (*цистеин*), далее корень “asp”, взятый от слова *аспарат* и суффикс “аза”, обозначающий, что это фермент. Протеолитические клеточные ферменты семейства эволюционно консервативных цистеиновых протеаз (14 членов). Иначе, *каспазы*, узнающие специфические тетрапептидные участки в белках (*каспазные сайты*) и расщепляющие пептидную связь по карбоксильному концу остатка аспарагиновой кислоты (обеспечивают ограниченное расщепление белков\*). Одна из главных функций каспаз – обеспечение разрушения клетки при апоптозе. В этом процессе принимают участие иницирующие каспазы-2,-8,-9,-10,-12 и эффекторные каспазы-3,-6,-7, субстратами которых являются более 60 различных белков (см. **Субстраты апоптоза, Инструктивный апоптоз**). Каспазы С и D принимают участие у регуляции митоза; расщепляют митотические циклины А и В.

\*Поэтому каспазы входят в группу ферментов, получивших названия *фрагментин*ов, или *гранзим*ов.

**Касторамин.** От греч. *kastor* – *бобр* и амин. Алкалоид корневищ *кубышки жёлтой* (*Nuphar lutea* или *кувшинки*). Накапливается в теле бобров, ондатр, выхухоли и др. животных, питающихся корневищами этих растений.

**Кастрация.** От лат. *castratio* < *castratus* – *кастрат* (скопец) < *castro*\* – *оскопляю*. Хирургическое удаление или разрушение иным способом\*\* (химическая кастрация) половых желёз. В природе встречается паразитарная кастрация – разрушение половых желёз паразитами. Так, у самцов краба *Inachus mauritanicus* форма клешни (вторичный половой признак) изменяется после разрушения половых желёз паразитирующим усоногим рачком *Sacculina*.

\*Интересно, что часто встречающаяся в Латинской Америке фамилия Кастро означает “оскоплённый”, “скопец”.

\*\*Германские фашисты практиковали кастрацию с помощью рентгеновского излучения.

**Касты.** От порт. *casta* – *поколение* (лат. *caste* – *чисто, непорочно*). Морфологически и функционально различающиеся группы особей у общественных животных (полиморфизм и полиэтизм), живущих большими семьями, например, у муравьёв. Синоним – *стазы*.

**Катаболизм.** От греч. *katabole* – *сбрасывание вниз*. Совокупность обменных реакций в организме, приводящих к распаду сложных органических соединений до простых (см. **Анаболизм**, **Метаболизм**). Синоним – *диссимиляция*.

**Катаболиты.** От греч. *katabole* – *сбрасывание вниз*. Соединения, образующиеся при распаде сложных органических соединений (как правило, питательных веществ). Синоним – *диссимиляты*.

**Катагенез.** От греч. *kata* – *вниз* (направление) и *genesis* – *рождение* (происхождение). В биологии, ретрогрессивная эволюция, приводящая к вырождению.

**Каталепсия.** От греч. *katalepsis* – *схватка, припадок*. 1. В природе – защитно-оборонительная реакция организма, выражающаяся в оцепенении (замирании) животного в ответ на угрозу и опасность (нарколептическое состояние)\*. 2. У человека – состояние бодрствования организма, при котором тело обмякает как во сне (состояние оцепенения, падения мышечного тонуса). Возникает при психозах, истерии или под воздействием гипноза. В гипертрофированном виде каталепсия рассматривается как патологическое состояние, связанное с нарушениями деятельности головного мозга. Обнаружено, что во время приступов каталепсии активность гистамина в нервных клетках, “замолкающих” во время сна, остаётся высокой, а серотонина и норадреналина падает до минимума.

\*Выведены линии мышей, например, линия *ASC (Antidepressants Sensitive Catalepsy)*, характеризующиеся выраженной предрасположенностью к каталептическому замиранию (каталептические “депрессивные” линии мышей).

**Катализ\*.** От греч. *katalysis* – *разрушение*. Ускорение химической реакции веществами, которые не входят в состав конечных продуктов реакции.

\*Термин предложил в 1836 г. шведский химик и минералог Йёнс Якоб Берцелиус (1779–1848). Позднее М. Траубе сделал предположение, что каталитическая способность органических тканей обусловлена белками, а к концу XIX века белковые тканевые катализаторы стали привычно называть *ферментами* (см. **Ферменты**).

**Каталицидин.** От греч. *katalysis* – *разрушение*, лат. *caedo* – *убиваю* и *protein* – *белок*. Антимикробный пептид, синтезируемый клетками иммунной системы (см. **Дефензины**).

**Катанин.** От японск. *katana* – *меч самурая* и греч. *protein* – *белок*. Белок из группы MAP\*, разрезающий длинные микротрубочки и,

тем самым, ускоряющий их деполимеризацию. Механизм действия белка связан с нарушением контакта между субъединицами тубулина и зависит от гидролиза АТФ. Катанин обнаружен во всех типах клеток.

\*Аббревиатура от англ. понятия “microtubule-associated proteins” – белки, ассоциированные с микротрубочками.

**Катар.** От греч. katarrho (katarrhoos) – *стекать, течь*, буквально *стекать вниз*. Воспаление слизистой оболочки, например, верхних дыхательных путей с избыточным образованием слизи.

**Катаракта.** От греч. katarrhaktēs – *водопад*. Помутнение хрусталика, приводящее к потере зрения. Образно катаракту называют “свет уносящая”. Различают катаракту возрастную, травматическую и радиационную (прежде всего, связанную с повреждениями, вызванными ультрафиолетовым излучением\*). Провоцируют катаракту также обезвоживание организма и процессы неэнзиматического гликозилирования кристаллинов, например, при диабете. Возможно развитие катаракты и при нарушении метаболизма галактозы, приводящего к галактоземии. В основе всего многообразия клинических форм катаракты лежат механизмы химического повреждения клеточных элементов хрусталика глаза за счёт свободно-радикального окисления (окисления белков кристаллинов – самых старых белков в любом организме, поскольку они синтезируются ещё у плода). Кроме того, аминокислоты в белках кристаллинах с возрастом спонтанно (неэнзиматически) превращаются из L- в D-изомеры. Все эти факторы приводят к тому, что белки кристаллины утрачивают свою нативную структуру (денатурируют) и слипаются друг с другом, образуя плотную, оптически непрозрачную массу, что и характерно для катаракты. Каратакта может быть и врождённой, возникающей, например, при дефекте специальной ДНКазы, участвующей в разрушении ядерной ДНК в клетках хрусталика при их дифференцировке (Nuclear Cataract) (см. также **Галектин**). Синоним – *сквама* (лат. squama).

\*В норме хрусталик глаза человека представляет собой фильтр, защищающий сетчатку от УФ-излучения. Некоторые хищные птицы, например, пустельга, охотящаяся на полёвок, видят пигменты мочи мышей, отражающие УФ-свет.

**Кататония.** От греч. katatonos – *натянутый* и -ia – *условия*. Расстройство нервной системы, выраженное в нарушении произвольных движений и мышечных спазмах.

**Катастрофа.** От греч. katastrophe – *переворот, поворот вниз*. Согласно модели “динамической нестабильности” процесс полимеризации микротрубочек постоянно находится либо в фазе роста, либо в фазе распада (укорочения), а между этими фазами существуют резкие переходы. Переход в фазу укорочения и называется *катастрофой* (см. **Спасение**).

**Катаэгис.** От греч. kata – *вниз* и aigis (aigidos) – *название щита Зевса и Афины Паллады* – символ покровительства и гнева богов\*. Название

явления гипермутации, описывающее лавинообразные изменения в небольших участках генома при раке. Явление катаэгиса было выявлено в процессе каталогизации мутаций, имеющих место в 30-ти типах наиболее распространённых опухолей. При анализе геномов клеток рака яичников, рака лёгких и гематологических раков было обнаружено множество сайтов катаэгиса, обычно не характерных для других форм рака. Катаэгис считается одним из общих “раковых мутационных автографов”, характерных для определённых форм злокачественных опухолей\*\*.

\*Отсюда и возникло выражение “под эгидой” (под защитой, под покровительством). Щит Зевса был изготовлен из шкуры козы Амалф(т)еи, выкормившей Зевса, когда его прятали от отца Кроноса.

\*\*Термин “катаэгис” предложила международная группа молекулярных генетиков, работающих под эгидой британского Института Сэнгера (Wellcome Trust Sanger Institute) и изучающих мутации, связанные с различными формами рака. Этой группой учёных уже изучено более 7000 раковых геномов! с целью описания (каталогизации) характерных мутационных профилей 30 наиболее распространённых форм рака и выявления так называемых “раковых мутационных автографов”.

**Кателлицидин.** От лат. *catella* – *цепочка* и *caedo* – *убиваю*. Природный пептидный антибиотик широкого спектра действия, вырабатывается иммунными клетками при контакте с возбудителями (активен против многих бактерий, вирусов и грибов). Экспрессия гена *кателлицидина* регулируется витамином D.

**Катенаны\***. От лат. *catena* – *цепь, оковы*. Химические соединения (структуры) типа “кольцо, сцепленное с кольцом”. В таких топологических структурах связь чисто механическая, как между звеньями цепи. С биологической точки зрения интересно знать, что в трансформированных клетках повышено содержание катенановых молекул ДНК.

\*Получение катенановых молекул, считается первым шагом к созданию молекулярных машин. Этот шаг был сделан в 1983 г. французским химиком Жаном-Пьером Саважем (Jean-Pierre Sauvage), который в 2016 г. получил Нобелевскую премию по химии совместно с сэром Фрейзером Стоддартом (США, за сборку молекул ротоксанов) и Бернардом Феринге (Нидерланды, за создание “молекулярного ротора”).

**Катенины.** От лат. *catena* – *цепь, оковы* и греч. *protein* – *белок*. Белки, образующие вместе с винкулином и  $\alpha$ -актинином плотный околоскелетальный слой (на плазматической мембране), с которым связываются актиновые фибриллы цитоскелета. Известно три вида катенинов –  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ . Многофункциональный белок *бета-катенин* ( $\beta$ -катенин) в криптах толстого отдела кишечника взаимодействует с белками клеточной адгезии *кадхеринами*, а также с белком – продуктом гена-супрессора *APC* (см. **Аденоматозный семейный полипоз**). Известно,

что  $\beta$ -катенин взаимодействует с рецептором эпидермального фактора роста (EGF) и может фосфорилироваться тирозиновыми киназами, в результате чего подавляется клеточная адгезия (см. **Ген Армадилло**).

**Катепсин.** От греч. *katabole* – *сбрасывание вниз* и *пепсин*. Протеолитический фермент с оптимумом действия при pH=4,7, содержащийся в небольшом количестве в желудочном соке.

**Катехины.** От малайск. названия экстракта цейлонской акации “*catechu*” (акации *катеху*)\*, применяемого для дубления кож. Вещества из группы *полифенолов* и *флавоноидов* – одни из самых мощных природных антиоксидантов\*\*. Наряду с лигнином и таннинами инкрустируют клеточные оболочки древесных растений (см. **Пирокатехины**). У животных катехины открывают трансмембранные кальциевые каналы в нейронах головного мозга, вызывая эффект *гормезиса* (см. **Гормезис**). Катехины используются в клинической практике как капилляроукрепляющее и сосудорасширяющее (сосудорасслабляющее) средство (Р-витаминное действие)\*\*\*, превосходящее по эффективности *рутин* (см. **Рутин**). Синоним – *катехолы*.

\*Содержит действующее начало – катехин, близкий к антоцианидинам.

\*\*Эпигаллокатехин (*epigallocatechin gallate, EGCG*) – главный катехин зелёного чая, способствует регрессии (от лат. *recessus* – *отступление*) различных форм рака через усиление экспрессии ингибитора циклин-зависимых киназ p27. Например, эпигаллокатехин-3-галлат в форме препарата *индигала* применяется как средство коррекции гиперпластических и неопластических процессов в ткани предстательной железы (проапоптотическое и антипролиферативное средство). Установлено, что казеин молока связывает катехины чая, нивелируя его полезные свойства (поэтому пить чай с молоком не следует!).

\*\*\*Снижение проницаемости капилляров и увеличение их прочности (упругости и эластичности).

**Катехоламины\***. Пирокатехины с алкиламином в боковой цепи. Общее название гормонов и медиаторов дофамина (дофа), норметанефрина (3-метоксинорадреналин), норадреналина и адреналина, предшественником которых является аминокислота тирозин. Все катехоламины вызывают возбуждение адренорецепторов (см. **Пирокатехины**). Синонимы – *катехолы, катехоламиновые нейротрансммиттеры*.

Агонист дофамина – бромкриптин, представляющий собой производное алкалоидов спорыньи (блокирует секрецию молока). Фенотиазины, напротив, ингибируют синтез или действие дофамина. Их побочный эффект – *гинекомастия*.

\*Содержат *о*-диоксибензол – *катехин* или *катехол*, как составную часть своих молекул + амин, откуда и произошло название.

**Каудальный.** От лат. caudalis < cauda – *хвост*. 1. Хвостовой. Например, *каудальный* отдел поджелудочной железы, где в основном сосредоточены островки Лангерганса. 2. В анатомии головного мозга и нейробиологии, каудальный – *задний, лежащий сзади*.

**Каудекс.** От лат. caudex – *ствол, бревно*. Видоизменённый подземный побег (стебель), в котором запасаются питательные вещества (обычно представляет собой крахмаловместилище). В отличие от корневища, каудекс не отмирает со стороны своего нижнего конца, а переходит в главный корень. Каудекс характерен, например, для мандрагоры.

**Каузалгия\***. От греч. kausis – *жжение*, algos – *боль* и -ia – *условия*. В буквальном смысле “жгучая боль”. 1. Невыносимые боли, при которых больной человек постоянно испытывает непреодолимое желание “потушить пожар” (желание остужать больное место холодной водой). 2. Болезненное жжение в травмированном органе. 3. Выделяют также “каузалгии фантома” – непереносимые боли в отсутствующих конечностях. Причиной каузалгии у раненых является непрерывное раздражение повреждённого нерва, образующимися утолщениями, рубцами, спайками или другими механическими факторами, а также воспалительные изменения в месте заживления нерва, в результате чего возникает так называемая “болевая спираль”, когда боль рождает боль.

\*Впервые *каузалгию* описал в 1872 г. американский врач Митчелл, участник гражданской войны между северными и южными штатами в США.

**Каутеризация.** От позднелат. cauterisatio < греч. kauter – *раскалённое железо*. В буквальном смысле *разрушение*. Метод прижигания. 1. Высокотемпературная коагуляция. Например, прижигание клетки с помощью лазера. При этом происходит мгновенная коагуляция белков в точке попадания лазерного излучения. 2. Старый метод лечения мозолей, бородавок и иногда ран с помощью прижигания раскалённым металлом или химическими веществами, вызывающими ожог.

**Кахексия.** От греч. cachexia – *плохое состояние* < kakos – *плохой, дурной* и hexis (habit of body) (англ. wasting) – *сложение, телосложение*. Предельное истощение организма с резким снижением массы тела, вызванное хронической соматической болезнью (например, опухолью) или психическими нарушениями. Гипофизарная кахексия – агормональное состояние, возникающее вследствие разрушения гипофиза и промежуточного мозга.

**Кахектин.** От греч. kakos – *плохой, дурной* и hexis (habit of body) – *сложение, телосложение*. Пептидный фактор (интерлейкин), продуцируемый активированными эндотоксином макрофагами, регулирующий жировой обмен и лизирующий *in vitro* опухолевые клетки. В клинической медицине используется как иммуномодулятор. Синоним – *фактор некроза опухолей* (TNF- $\alpha$ ) (см. **Фактор некроза опухолей (ФНО- $\alpha$ , TNF- $\alpha$ )).**

**“Качание антикодона”.** Калька от англ. wobble anticodon – *неоднозначное соответствие антикодона*, где wobble – *качаться из стороны в сторону*. Свойство третьего (5'-концевого) основания в антикодоне тРНК образовывать водородные связи с любым из трёх оснований, расположенных на 3'-конце кодона в мРНК. Отсюда следует, что молекулы тРНК одного типа могут узнавать несколько различных кодонов.

**Квайесцины.** От англ. quiescent – *находящийся в покое, неподвижный* (quiescence, rest – *покой*). Группа генов, избирательно активирующихся только в покоящихся клетках. Обозначаются буквой Q. Например, гены Q1, Q2 и Q8 из фибробластов человека линии WI-38 кодируют коллагены, а Q4, кодирует белок, входящий в состав клеточного матрикса.

**Квантосомы.** От нем. Quant < лат. quantum – *сколь великий, какой* и греч. soma – *тело*. Глобулярные частицы диаметром 65 Å – мельчайшие фотосинтетические структуры, расположенные в ламеллах хлоропластов\*.

\*Обнаружены в 1957 г. Фрей-Висслингом (Fray-Wyssling, 1957) и названы в 1962 г. Мальвином Кальвиным (Calvin M., 1962) *квантосомой*.

**Квашиоркор\***. Заболевание, распространённое в слабо развитых странах Африки и Азии и возникающее у детей (особенно младшего возраста), при дефиците аминокислоты *лизина* (дефиците полноценных белков\*\*) и преобладании в пище крахмала. Все симптомы квашиоркора проявляются и при анорексии, а также при некоторых заболеваниях, связанных с нарушениями процесса всасывания питательных веществ в кишечнике.

\*Термин был предложен английским врачом Сесилией Виллиамс, впервые описавшей это заболевание в 1929 г. Слово *квашиоркор* она взяла из языка племени Га, обитающего в районах Золотого Берега Западной Африки.

\*\*Белки, содержащие все незаменимые аминокислоты (валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан и фенилаланин).

**Квеллинг.** От англ. quelling – *подавление, успокоение*. Реакция отёка (набухания) капсулы при идентификации бактерий известной антисывороткой в клинических образцах.

**Кверцетины.** От лат. quercus – *дуб (жёлудь)*. Флавоноиды (биофлавоноиды) высших растений\*, обладающие широким спектром физиологической активности, в частности, выраженной антиоксидантной активностью (см. **Антиоксиданты**). Как и флавоноид *рутин*, кверцетины укрепляют эндотелий сосудов и регулируют тонус сосудистой стенки. Показано их применение при атеросклерозе и ишемической болезни сердца\*\*. Кверцетины содержатся в красном вине, а 3-рамноглюкозид кверцетина (рутозид) является витамином, носящем название *рутин\*\*\** (см. **Резвератрол, Рутин, Цитрин**). Большой физиологической активностью, чем кверцетин, обладают *дигидрокверцетины*, которые в настоящее время получают из комлей столетних лиственниц\*\*\*\*

(высоких пеньков, оставшихся после рубки древесины). Дигидрокверцетины обладают также синергичным действием по отношению ко многим витаминам, повышая их активность.

\*Ни грибы, ни лишайники не способны синтезировать флавоноиды.

\*\*Исследователями из Университета Джона Хопкинса (США) в клинических испытаниях показано, что *кверцетин* при совместном применении с *куркумином* (полифенольное соединение из корневищ пряного растения *Curcuma longa*) подавляют образование полипов толстой и прямой кишки. Однако, следует отметить, что кверцетин не растворим в воде и в определённой степени токсичен. Интересно также отметить, что *кверцетин* и его производные *кверцитрин* и *рутин* стимулируют у растений действие *гетероауксина* – индолилуксусной кислоты (ИУК). В 2014 г. в России был зарегистрирован первый отечественный стимулятор роста растений, основными действующими веществами в котором являются дигидрокверцетин и арабиногалактан.

\*\*\*Продается в аптеках в комплексе с аскорбиновой кислотой под названием *аскорутин* (препарат, укрепляющий сосудистую стенку, особенно капилляры).

\*\*\*\*Только в старых деревьях накапливается достаточное для извлечения количество сырья (из 200 кг древесины получают до 1,3 кг полезного вещества). Институт питания рекомендует принимать в сутки 250 мг кверцетинов (см. также **Липосомы**).

**Кверцитрин.** От лат. *quercus* – дуб (жёлудь) и *citrus* – лимонное дерево. 3-рамнозид *кверцетина* из группы флавонолов – широко распространённых в растениях *жёлтых красящих* пигментов. Содержится в листьях чая, ягодах винограда (особенно много в косточках), листьях табака, хмеля и яблони, а также в коре многих видов дуба (см. **Кверцетин**, **Рутин**).

**Квинакрин (Quinacrine).** От англ. *quinine* – хинин и греч. *krino* – отделяю. Производное акридина ( $\beta$ -хинина\*) – одного из алкалоидов хинного дерева. Флуоресцентный интеркалирующий краситель (флуорохром) – акрихин-иприт, использующийся в цитологической практике для выявления Y-хромосомы. В клинической медицине используется как противомаларийное и противогельминтное средство. Синоним – *акрихин (акрихин-иприт)* (см. **Акрихин-иприт**).

\*Стереоизомер хинина – противомаларийное и антиаритмическое средство.

**“Кворум-сенсинг”.** От лат. *quorum* – которых достаточно и англ. *sensing* – ощущение < лат. *sensus* – чувство (см. **“Чувство кворума”**).

**кДНК.** Общий термин, обозначающий любые одноцепочечные комплементарные ДНК копии, синтезированные на РНК-матрицах с помощью *обратной транскриптазы* (процесса обратной транскрипции) как *in vivo*, так и в системе *in vitro*. Другими словами, одноцепочечные молекулы ДНК, синтезированные на мРНК как на матрице. Например,

в ретикулоцитах обильно представлены кДНК глобиновых генов. Синонимы – *обратные транскрипты, ретротранскрипты*.

**кДНК-библиотека.** Коллекция клонированных фрагментов ДНК, включающая только экзоны структурных генов, входящих в состав генома какого-либо организма (см. **Геномная библиотека**).

**кДНК-клон.** Двухцепочечная кДНК, находящаяся в составе клонирующего вектора (см. **кДНК**).

**Кеатон.** Кетоновое соединение, выделяющееся в результате гибели клеток при умирании организма. Образно его называют “запахом смерти”.

**Кейлоны\***. Англ. транскрипция слова *халоны* (от греч. χαλαω – *ослаблять, замедлять*). Водорастворимые вещества белковой природы, найденные во всех типах тканей, обладающие тканевой (но не видовой) специфичностью\*\* и участвующие в процессах регуляции пролиферации клеток, путём её подавления (кейлоны выступают в роли ингибиторов пролиферации, действующих нетоксично, преходяще и обратимо в G<sub>1</sub>- и G<sub>2</sub>-периодах цикла). Показано, что в трансформированных клетках содержание кейлонов резко снижено (см. **Халоны**).

\*Выделены впервые из эпидермиса мыши английскими исследователями Буллоу и Лоуренсом (Bullough W.S., Laurence E.B.) в 1968 г.

\*\*Вещества, действующие на близком расстоянии в пределах одной ткани.

**Келоид.** От греч. kēle – *опухоль* и eidos – *сходство*. Опухолевидное, узловато-продолговатое разрастание соединительной ткани, грубое рубцевание кожи (келоидный рубец). Образуется в собственно коже и подлежащих тканях после ожогов, травм, оперативных вмешательств, тяжёлых воспалительных заболеваний кожи.

**Келома (гелома).** От греч. kēle – *опухоль* (kelis – *пятно*, kelos – *головка гвоздя*, англ. nail) и oma – *опухоль*. Мозоль, натоптыш.

**Кембрийский “взрыв”.** Термин, использующийся для обозначения резкого увеличения в течение очень короткого по геологическим меркам промежутка времени (10–20 млн. лет), разнообразия многоклеточных форм жизни, в том числе, билатерально-симметричных животных, произошедшее примерно 550–540 млн. лет назад\*. Несмотря на то, что ещё преобладали одноклеточные формы жизни, с этого момента возникла стойкая тенденция к усложнению и широкому распространению многоклеточных организмов\*\*, приведшая к появлению медуз, губок, археоциатов, хиолитов, плеченогих, трилобитов, червей, фестончатых водорослей и многих других форм, что, в конце концов, привело к наблюдаемому нами великому разнообразию видов на нашей планете. Некоторые формы многоклеточных организмов, возникших в то время, сохранились и до наших дней.

\*Окаменелости Кембрийского периода истории жизни на Земле широко представлены в известных осадочных породах на территории США – сланцах\*\*\* Бёрджесса.

\*\*Тенденция, не исключая и регрессивные формы развития, а также резкое вымирание прогрессивных форм в результате глобальных катаклизмов (см. **Эволюционный прогресс**).

\*\*\*Горные осадочные породы, характеризующиеся ориентированным (слоистым) расположением породообразующих минералов, способные раскалываться на тонкие пластины. Раскалывая куски сланцев на пластины, учёные обнаруживают внутри следы древнейших окаменелостей.

**Кератинизация.** От греч. keratos (keras) – *рог*. Процесс ороговения клеток. В норме развёртывается в клетках некоторых видов эктодермального эпителия, формирующих эпидермис и другие эктодермальные образования, и синтезирующих кератины (склеропротеины). Состоит в образовании фибрилл кератина, формирующих зёрна (гранулы) кератогиалина\*, постепенно заполняющего всю клетку эпидермиса, ядро которой исчезает, а сама клетка высыхает и умирает. При определённых условиях кератинизация может протекать как патологический процесс. Он может характеризоваться ускоренным ороговением клеток и, в результате, кератинизация может быть избыточной, гипертрофированной. Патогенное состояние возникает также, когда процесс локализуется в клетках, в которых в норме он не встречается. Наконец, в некоторых случаях кератин может принадлежать к аномальному типу (см. **Метаплазия, Ихтиоз, Гиперкератоз**). Синонимы – *корнификация\*\**, *роговое превращение*.

\*При превращении *кератогиалина* в элеидин (*элоидин*) клетки “шиповатого” слоя эпидермиса становятся слоем зернистых клеток, а затем клетками, образующими “блестящий” слой эпидермиса, которые переходят в роговой слой слущивающихся в виде перхоти клеток (см. **Кератогиалин, Кератиносомы, Элеидин**).

\*\*От лат. corneus (cornu) – *роговой* (из рога).

**Кератиносомы.** От греч. keratos (keras) – *рог* и soma – *тело*. Гранулы шиповатого слоя эпидермиса, содержащие кератины.

**Кератиноциты.** От греч. keratos (keras) – *рог* и kytos – *клетка*. Клетки ороговевающего слоя эпидермиса кожи, синтезирующие *склеропротеины* (кератины) и образующие плотный и прочный защитный слой роговых клеток. Присутствуют также в отдельных участках слизистых оболочек *эпидермального типа*, таких как, например, нитевидные сосочки языка (см. **Эпидермис**).

**Кератины.** От греч. keratos (keras) – *рог* и protein – *белок*. Семейство склеропротеинов (нерастворимых фибриллярных белков с М.м. от 40 до 70 kDa, кислые или нейтральные), встречающихся в эпителиальных клетках покровного эпителия (кератиноцитах) и роговых образованиях у человека и животных (волосах, ногтях, шерсти, когтях, перьях, рогах, копытах и панцирях). Обеспечивают эластичность и механическую прочность кожи. Содержат большое количество серы и не расщепляются гидролитическими ферментами пищеварительного

тракта. В эпителии встречается до 20 форм кератинов и 10 форм найдено в волосах и ногтях. Клеточные *кератины* I- и II-типа – компоненты промежуточных филаментов цитоскелета эпителиальных клеток (не встречаются в клетках мезенхимального происхождения). Каждый кератиновый филамент (синоним – *монофиламент*) содержит, по крайней мере, два из 20-ти различных кератиновых полипептидов, отличающихся друг от друга (М.м. 40–65 kDa). Обнаружено, что мутации в гене кератина-14 (К-14) приводят к развитию двух довольно редких кожных генетических заболеваний – *синдрома Негели* и *пигментной ретикулярной дерматопатии*. С мутациями в генах кератинов К5 и К14 также связано редкое и тяжёлое заболевание, протекающее в форме буллёзного эпидермолиза, при котором в клетках эпителия нарушается сборка кератиновых филаментов (см. **Буллёзный эпидермолиз, Плектин**).

В коже человека присутствуют особые разновидности кератинов, не найденные у шимпанзе и других приматов (см. **Инволюкрин**). Личинки платяной моли, кожеедов и пухоедов способны восстанавливать дисульфидные связи между цепями кератинов и протеолитически расщеплять их.

**Кератит.** От греч. *keras* – *рог* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление роговой оболочки глаза.

**Кератогиалин.** От греч. *keras* – *рог*, *hyalos* – *стекло* и *protein* – *белок*. Белковый компонент (белок “зернистого слоя”) омертвевших (ороговевших) клеток эпидермиса у млекопитающих, опадающих (слущивающихся) в виде чешуек или более крупных лоскутов. При переходе “зернистого слоя” (*stratum granulosum*) в “блестящий слой” (*stratum lucidum*) *кератогиалин* переходит в *элеидин* (см. **Элеидин**).

**Кератодермия.** От гр. *keras* (*keratos*) – *рог* и *derma* – *кожа*. Генерализованное утолщение рогового слоя кожи. Синонимы – *акрокератома*, *тилёз* (от лат. *tilia* – *липовый луб* и греч. *-osis* – *состояние*)

**Кератоз.** От греч. *keras* (*keratos*) – *рог* и *-osis* – *состояние*. 1. Любое поражение эпидермиса с разрастанием рогового слоя (например, себорейный, старческий). 2. Наследственное поражение кожи, затрагивающее, главным образом, эпидермис. Картирован ген, отвечающий за развитие одной из форм кератоза (см. **Дискерин**).

**Кератоциты.** От греч. *keratos* – *рог* и *kytos* – *клетка*. Фибробласты стромы роговицы глаза.

**Кесарево сечение.** Согласно широко известной легенде, рождение Юлия Цезаря стало возможным путём “кесарева\* сечения”, благодаря чему эта медицинская практика и получила своё название. Однако это не так, поскольку в Древнем Риме такие операции родовспоможения ещё не делались. Синоним – *гистеротомия* (см. **Гистеротомия**).

\*От греч. *kaisar* < *Caesar* – Цезарь.

**Кетамин\*.** Широко известный анальгетик, анестетик и релаксант, предотвращающий связывание глутамата с *NMDA*-рецептором и токсичный для нервных клеток. Кроме того, в экспериментах на крысах

показано, что кетамин стимулирует выработку белков, участвующих в образовании новых синапсов в нейронах префронтальной области коры головного мозга, активируя фермент *mTOR* и, тем самым, снимает симптомы депрессии у крыс.

\*Под название *Special K* известен также как наркотик (влияет на сознание и вызывает галлюцинации).

**Кетоацидоз.** От кетонов, *acid* – *кислота* и *-osis* – *состояние*. Состояние организма, при котором в результате накопления в крови слабой кислоты 3-гидроксibuтирата и других кетоновых тел, и освобождения из них протонов, рН крови сдвигается в кислую сторону (см. **Кетоновые тела**). Избыток протонов ведёт к перегрузке буферной системы плазмы и снижению рН (метаболический ацидоз)\*. Концентрация ионов водорода ( $H^+$ ) в плазме крови и межклеточной жидкости составляет около 40 нМ, что соответствует водородному показателю рН 7,40. Этот важнейший показатель состояния внутренней среды организма должен поддерживаться на одном уровне, поскольку существенные его изменения не совместимы с жизнью.

\*Может быть вызван и накоплением в тканях и крови молочной кислоты (лактацидоз).

**Кетоновые тела.** Условное название кетосоединений, образующихся в митохондриях гепатоцитов из ацетил-КоА при высокой его концентрации, возникающей в результате длительного голодания (фаза пострезорбции при углеводной недостаточности), длительной гипоксии (см. **Фаза пострезорбции, Горная болезнь**) и при сахарном диабете. К ним относятся ацетоацетат (ацетоуксусная кислота), 3-гидроксibuтират (гидроксимасляная кислота)\* и продукт декарбоксилирования ацетон. Накопление в крови кетоновых тел приводит к *кетонемии* и последующему удалению их через почки (кетонурия). При длительном голодании и диабете 3-гидроксibuтират и ацетоацетат являются основными энергоносителями даже для нервной ткани, а ацетон, не имеющий метаболической ценности, удаляется через лёгкие (при кетоацидозе запах изо рта имеет специфические оттенки гниющих яблок) (см. **Кетоз, Кетоацидоз**).

\*3-гидроксibuтират не содержит карбонильную группу, поэтому отнесение его к кетонам не совсем правильное, но название “кетонные тела” прижилось.

**Кетоны.** Класс органических соединений ( $R-CO-R$ ), образующихся при окислении вторичных спиртов и содержащие карбонильную группу (кетогруппу  $C=O$ ).

**Кефалины.** От греч. *kephalon*\* (*cephalon*) – *голова*. Сложные эфиры глицерина (глицеролипиды), содержащие инозит или серин, и носящие названия *фосфатидилинозит* и *фосфатидилсерин*. Входят в состав клеточных мембран. Содержатся в большом количестве в ткани головного и спинного мозга.

\*Интересно, что от *kerhalon* происходит название рыбы *кефаль*, а также имя любимого коня Александра Македонского – Буцефала, которое переводится как “Бычья голова”.

**Киназы.** От греч. *kinema* – *движение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, отвечающие за образование в белковых молекулах фосфатных эфиров. Различают два основных типа киназ – *тирозинкиназы* (Tyr), фосфорилирующие белки по тирозиновым остаткам и *серин-треонинкиназы* (Ser-Thr), активные по остаткам серина и треонина. В клетке содержится более тысячи различных киназ. Большинство внеклеточных сигналов передаётся в ядро через каскады киназ (см. **МАР-киназы**).

**Киназа P13.** Протеинкиназа, являющаяся регулятором вторичных мессенджеров, участвующих в процессах ангиогенеза, а также пролиферации и выживания клеток.

**Кинезины.** От англ. *kinesis* < греч. *kinētikos* – *приводящий в движение*. Специальные мультимерные белки, представляющие собой молекулярные двигатели (“моторчики”). Способны перемещаться, буквально шагая по микротрубочкам в направлении растущего (положительного) конца (+конца), т. е. от centrosомы к клеточной периферии, перетаскивая внутри клетки различные грузы (карго). Способны делать до 100 “шагов” в секунду (см. **Динеины**).

**Кинезы.** От греч. *kineo* – *двигать* и *-osis* – *состояние*. Ненаправленные движения у свободно передвигающихся организмов (бактерий, жгутиковых простейших и водорослей, а также у репродуктивных клеток, снабжённых жгутиками). При наличии градиента раздражителя в результате *кинеза* организмы, в конце концов, собираются в наиболее подходящей для них зоне *преферендума* (см. **Преферендум**). Различают *ортокинезы\**, когда кинетическая активность организма по мере приближения его к зоне преферендума ослабевает, и *клинокинезы*, представляющие собой *реакции бегства* из менее оптимальной зоны с резкими поворотами и отступлениями назад.

\*От греч. *orthos* – *прямой* и *kineo* – *двигать*.

**Кинетопласты.** От греч. *kineta* – *движение* и *plastos* – *вылепленный*. Клеточные структуры, формирующие жгутики у некоторых простейших. Синонимы – *базальные тельца* и *кинетосомы*.

**Кинетосомы\***. От греч. *kineta* – *движение* и *soma* – *тело*. В настоящее время второе название\*\* *базальных телец* (гранул, зёрен), которые имеют ту же структуру, что и центриоли, только расположены под цитоплазматической мембраной и формируют ундулиподии (см. **Базальные тельца**, **Центриоли**, **Ундулиподии**). Способность базальных телец формировать также и фотосенсорные органы у простейших (см. **Стигма**) говорит о том, что они устроены сложнее, чем центриоли.

\*Участие базальных телец в обеспечении движения ресничек у ресничных простейших и определило сначала возникновение их названия – *кинетосомы*.

\*\*Кроме названий *базальные тельца*, *кинетосомы* и *кинетопласты*, есть ещё и название – *блефаропласты*.

**Кинетохор.** От греч. kineto – *подвижный* и chora – *пространство*. Дополнительный центр-организатор микротрубочек веретена деления, расположенный в области первичной перетяжки (центромеры) каждой хроматиды (хромосомы)\*. Представляет собой пластинчатую структуру, обычно имеющую форму диска. Структура кинетохора неодинакова у разных организмов. Различают два её типа: 1. Трёхслойный (trilaminar) кинетохор с центральным светлым участком, называемым “*коронай*”, обнаруженный у многих животных и некоторых водорослей и мхов. 2. Кинетохор в виде чаши с расположенным в ней “*шаром*”\*\* (ball and cap structure), характерный для высших растений. К кинетохору подходят пучки микротрубочек веретена деления (митотического веретена), идущие от центриолей (30–50 микротрубочек на один кинетохор). Эти пучки обеспечивают движение хромосом к полюсам клетки при митозе (хореографически точный процесс, похожий на танец). Обычно хромосомы имеют одну *центромеру* (и, соответственно, один *кинетохор*), но встречаются и *дицентрические*, и даже *полицентрические* хромосомы, обладающие множественными кинетохорами (“*диффузный кинетохор*” голоцентрических хромосом), и хромосомы, не имеющие отчётливо выраженного (структурно дифференцированного) кинетохора. В этом случае микротрубочки веретена взаимодействуют непосредственно с телом хромосомы (“*прямое прикрепление*”) (см. **Веретено деления, Центромера**). Синонимы – *центромерный хромомер*, *центромера*, *коммиссура* (нем. Kommissur) (устар.).

\*Хотя *центромера* и *кинетохор* являются родственными структурами, совпадающими пространственно и функционально, и эти два слова часто используются как синонимы, но это не совсем верно, поскольку структурно они всё же различаются.

\*\*Микротрубочки веретена прикрепляются к поверхности “шара”.

**Кинетоцилии.** От греч. kineta – *движение* и cilia – *ресницы*. Настоящие реснички. Органы локомоции свободноживущих клеток и специальных эпителиев многоклеточных. Синоним – *киноцилии*.

**Кинины.** От греч. kinema – *движение*. Пептиды, обладающие биологической активностью (расширяют просвет сосудов и увеличивают скорость кровотока, повышают проницаемость капилляров и вызывают чувство боли). Представляют собой своеобразные местные гормоны (или точнее, гормоноиды) – в общем кровотоке их сразу разрушают специальные ферменты. Кинины существуют в виде предшественников (кининогенов), не проявляющих своего действия, и освобождаются только при участии особых ферментов – калликреинов. Кинины плазмы крови – *брадикини* и *каллидин*.

**Киногалофиты.** От греч. *kinema* – движение, *halos (hals)* – соль и *phyton* – растение. Растения галофиты, способные выделять скапливающиеся в них соли с помощью специальных выделительных желёзок. К таким растениям относятся некоторые виды кермека\*, тамарикса\*\*, растущие в сухих степях, полупустынях и пустынях (см. **Галофиты, Гликогалофиты**).

\*От тюрк. *kermäk* – горькая степная трава.

\*\*От лат. *tamarix* – кустарниковые растения и небольшие деревья семейства гребенщиковых (*Tamaricaceae*).

**Киноген высокомолекулярный.** От греч. *kinema* – движение и *genan* – порождать.  $\alpha$ -Глобулин плазмы крови (160 kDa), способствующий контактной активации факторов свёртывания XI и XII. Синонимы – *киноноген, фактор Фицджеральда*.

**Кином.** От *киназы* и греч. *om* – совокупность. Полный набор генов, кодирующих все протеинкиназы клетки (другими словами, полный набор киназных генов в геноме).

**Кин-отбор.** От англ. *kin* – родня, родственники. Отбор, при котором накапливаются гены, “заставляющие” индивидуумы помогать близким родственникам. Отбор обусловлен тем, что у близких родственников эти гены с высокой вероятностью присутствуют в геноме также. Синоним – *родственный отбор*.

**Кинуренин.** От греч. *kinema* – движение и *uron* – моча. Метаболический продукт синтеза из триптофана никотиновой кислоты (триптофан → *кинуренин* → окскинуренин → оксиантраниловая кислота → никотиновая кислота (витамин РР, или ниацин, В<sub>3</sub>)).

**Кирромицин.** Антибиотик, подавляющий биосинтез белка в бактериальных клетках путём связывания с фактором элонгации EF-Tu. Этот фактор акцептирует и переносит аминоксил-тРНК в сайт А бактериальной рибосомы.

**Киста.** От лат. *cysta* < греч. *kystis* – *пузырь\**. Пузыревидное (полостное) образование с плотными стенками, заполненное жидким или кашицеобразным содержимым, например, киста мозжечка, наполненная ликвором.

От лат. *bulla* – *водяной пузырь, полый шарик* (см. **Буллёзный**)

**Кифоз.** От греч. *kyphos* – *согнутый*. Изгиб позвоночника, обращённый выпуклостью назад (физиологические кифозы – грудной и крестцовый).

**Кишечная палочка** (*Escherichia coli, E. coli*)\*. Грамотрицательная условно непатогенная\*\* бактерия, обитающая в кишечнике человека (откуда и возникло её общее название – “кишечная палочка” или энтеробактерия). Представляет собой самую изученную клетку из всех существующих клеток и поэтому относится к референтным организмам. В нуклеоиде содержит одну кольцевую (циркулярную) молекулу ДНК, длиной (точнее, периметр кольца) 1,6 мм, представляющую собой один генофор с М.м.  $4 \cdot 10^9$  Да. Синоним – *колибациллу* (*colibacillus*).

\*Получила своё систематическое название от имени немецкого микробиолога Теодора Эшериха (1857–1911), описавшего её в 1885 г. как *Bacterium coli commune*.

\*\*Есть и патогенные штаммы *E. coli*, например, такие как энтеротоксигенный штамм, вызывающий водянистую диарею (диарея путешественников), уропатогенный штамм, вызывающий инфекцию мочевого пузыря, K-1\*\*\* штамм, вызывающий менингит новорождённых и штамм O157:H7, продуцирующий шига-подобный токсин (веротоксин), подавляющий биосинтез белка в энтероцитах и вызывающий кровавую диарею (см. **Островки патогенности, Факторы вирулентности, Веротоксин**).

\*\*\*Продуцирует капсулярный патоген K-1.

**Клавус.** От лат. *clavus* – *гвоздь, желвак, бородавка*. Склероций, “рожок” спорыньи (см. **Склероции**).

**Кладистика.** От греч. *klados* – *ветвь*. Система классификации организмов, рассматривающая последовательное обособление ветвей на филогенетическом древе (см. **Филогения**). Относится к наиболее противоречивым направлениям систематики.

**Кладогенез.** От греч. *klados* – *ветвь* и *genesis* – *рождение*. Направление эволюции, ведущее к появлению большого разнообразия видов, возникающих путём дивергенции.

**Кладодии.** От греч. *klados* – *ветвь* и *eidos* – *сходство, вид*. Видоизменённые побеги растений с уплощёнными стеблями, имеющими форму листьев и выполняющими их функции. Синоним – *филлокладии*.

**Кладоптоз.** От греч. *klados* – *ветвь* и *ptosis* – *падение вниз*. Ежегодное сезонное опадение веточек.

**Клады.** От греч. *klados* – *ветвь*. Подтипы вирусов. Например, на основании различий в последовательности нуклеотидов в гене оболочечного белка gp120 вирус иммунодефицита человека подразделяют на *клады*, обозначаемые от А до I.

**Клазматоз.** От лат. *clasmato-sis* – *раскалывание* < греч. *klastos* – *распадающийся на куски* (*klao* – *ломаю, разбиваю*) и *-osis* – *состояние*. Состояние некоторых клеток, возникающее в процессе их жизнедеятельности, при котором происходит отрыв мельчайших кусочков цитоплазмы от внешней поверхности клетки.

**Клазматоцит.** От лат. *clasmato-sis* – *раскалывание* и греч. *kytos* – *клетка*. Клетка, находящаяся в состоянии клазматоза.

**Кларификант.** От лат. *clarus*\* – *светлый, ясный* (англ. *clear*) и *ficantis* (*facio*) – *делает*. Вещество, способное осветлять мутную жидкость (осветлитель). Кларификация – осветление.

\*Кстати, имя Клара означает “Светлая”.

**Кластер.** От англ. *cluster* – *гроздь, пучок, группа, скопление*. В общем смысле – группа тесно расположенных однородных элементов. Например, кластерами являются агрегаты из молекул воды, сохраняющие в жидкой воде структуру льда (по 57 молекул в каждом). Второй пример – кластеры

рибосомных генов, кодирующих 45S РНК у человека, расположенные в области вторичной перетяжки ядрышкообразующих хромосом 13, 14, 15, 21 и 22, а также кластер 5S РНК генов, расположенных на хромосоме 1.

**Кластеризация.** От англ. cluster – *гроздь, пучок, группа, скопление* и -ia – *условия*. Явление, обнаруженное у всех организмов от вирусов и бактерий до эукариот, при котором гены со сходными функциями имеют тенденцию формирования функциональных групп (блоков) в определённых локусах хромосом. Такие блоки сохраняются в ходе эволюции и часто наследуются неизменными (или слегка изменёнными) в течение миллионов лет и, соответственно, присутствуют у представителей разных таксономических групп (см. **Кластеры генов**).

**Кластеросомы.** От англ. cluster – *гроздь, группа* и греч. soma – *тело*. Зоны в интерфазных ядрах, в которых идёт синтез ДНК. Образуются из кластеров *репликонов* (репликационных единиц), связанных с белками ядерного матрикса и с ферментами репликации.

**Кластеры генов.** От англ. cluster – *гроздь*. Идентичные или родственные смежные гены, собранные в геноме в группы (блоки). В качестве примеров кластеров генов можно привести гены рибосомных РНК (локусы, расположенные на ядрышкообразующих хромосомах, и иногда содержащие сотни копий), гены синтеза зрительных пигментов, гены тканевой совместимости, собранные в комплекс на 6-ой хромосоме у человека и 17-ой хромосоме у мыши, контролирующие множественные функции клеток иммунной системы, гены, кодирующие антитела (Ig-гены). Наиболее удивительны гомеозисные (гомеобоксные) гены (Нох-гены), которые характеризуются тем, что порядок их расположения в кластерах на хромосоме сохраняется сотни миллионов лет и соответствует последовательности их экспрессии согласно расположению сегментов тела вдоль его продольной оси (см. **Гомеозисные гены, Нох-кластеры**). У растений (бобовые, кукуруза, злаки и т. д.) в кластеры собраны гены синтеза хлорофилла. Синоним – *домены генов*.

**Кластеры дифференцировки.** От англ. cluster differentiation или cluster designation\* (CD)\*\*. 1. Группы моноклональных антител с совпадающей специфичностью, внесённые в специальную номенклатуру, которые связывают определённые маркёрные молекулы на поверхности клеток, например, Т-лимфоцитов. 2. Символ CD также применяют к определённым маркёрным молекулам. Существуют более 300 CD, внесённых в номенклатуру. Например, различают лимфоциты CD3, CD4, CD8, CD16, CD19, CD25, CD72, CD95.

\*Designation – *обозначение, указание*.

\*\*CD – акроним от англ. понятия “Clusters differentiation” – *кластеры дифференцировки* (см. характеристику CD-антигенов в книге В.Г. Галактионова “Иммунологический словарь”, Москва, АCADEMA, 2005).

**Клатраты.** От лат. *clathratus* – *защищённый решёткой* < от греч. *klatri* – *решётка*. Соединения с включениями, в которых молекулы соединения-“хозяина” образуют каркас, в полостях которого располагаются молекулы соединения-“гостя”. Другими словами, тип включения, при котором малая молекула захвачена в полость большой молекулы. Одна из распространённых форм *клатратов* – гидраты. В современной фармакологии разрабатываются клатраты глицерризиновой кислоты\*, содержащие различные фармаконы, которые позволяют минимум на порядок (а то и в 100 раз!) уменьшить терапевтическую дозу лекарств.

\*Метаболит солодки (*Glycyrrhiza*), получаемый из корней (см. **Глицирризины**).

**Клатрин.** От лат. *clathro* – *захваченный* < греч. *klatri* – *решётка* и *protein* – *белок*. Белок (моносубъединичный, с М.м. 180 kDa), принимающий участие в образовании “окаймлённых пузырьков” (*coated pits, coated vesicles* – “покрытых пузырьков”), с помощью которых *интернализуются* (убираются с поверхности, “чистятся”) кластеры “склеенных” лиганд/рецепторов или осуществляется процесс неспецифического эндоцитоза (пиноцитоза). В процессе окаймления и принимает участие белок *клатрин*, который формирует на наружной поверхности пузырьков структурные единицы, получившие название *трискелионы* (см. **Трискелион**). В дальнейшем такие *пиносомы* (эндосомы) с сорбированными лигандами инвагинируются, отделяются от плазмалеммы и попадают в цитоплазму, где сливаются с первичными лизосомами, образуя вторичные лизосомы. Во вторичных лизосомах происходит лизис поглощённого материала путём освобождения рецепторов от лигандов и их реутилизация (распад), или возвращение рецепторов в мембрану (*recycling*). Клатрин позволяет также селективно накапливать лизосомные белки в мембранах “шероховатого” эндоплазматического ретикулула, вырезать и транспортировать мембранные фрагменты с белками в составе транспортных везикул к эндолизосомам, которые затем созревают, превращаясь в первичные лизосомы. Клатрин относится к так называемым “одевающим белкам” (*COP* – *coated proteins*) и обеспечивает сцепление “окаймлённых пузырьков” с белками цитоскелета.

**Клаудин.** От лат. *claudio* – *закрывать, запирает, окружать* и греч. *protein* – *белок*. Интегральный белок плазматической мембраны, формирующий *плотные контакты* между клетками. Образует сплошную зону слияния (контакта) между клетками в верхней (апикальной) части эпителиальных клеток кишечника (см. **Окклюдин**). Такие структуры морфологи называют “*закрывающими пластинками*”.

**Клейдоичность.** От лат. *claudio* – *закрывать, затворять, прятать*. Термин, описывающий степень зависимости развивающегося потомка от предыдущего поколения (или, соответственно, степени свободы от внешней среды). Увеличение клейдоичности обусловлено снабжением

яиц всё большим набором веществ (желтком), необходимых для развития будущего поколения. Другими словами, развитие клейдоичности приводит к совершенствованию среды яйца, в которой протекают процессы формообразования зародыша (см. **Голобластичность, Меробластичность**).

**Клейстогамия.** От греч. kleistos – *запертый* и gamos – *брак*. Процесс самоопыления и самооплодотворения в нераскрывшихся цветках (клеистогамных цветках). Явление характерное для многих фиалок, арахиса, у которых нераскрывшийся бутон сразу превращается в плод.

**Клейстокарпий.** От греч. kleistos – *запертый* и karpos – *плод*. Синоним – *клеистотеций* (см. **Клейстотеций**).

**Клейстотеций.** От греч. kleistos – *запертый* и theke – *сумка*. Тип плодового тела у высших асковых грибов – полностью замкнутое образование, с находящимися внутри него *асками*, которые освобождаются только после разрушения стенок плодового тела. Синоним – *клеистокарпий*.

**Клептопаразитизм.** От греч. klepto – *ворую* и parasitos – *нахлебник*, где para – *около* и sitos – *хлеб, питание*. Способ существования вида за счёт воровства или силового отнятия пищи (в форме бандитизма) у особей другого вида или других видов. Классический пример – фрегаты, отнимающие и воруящие пищу у голубоногих олушей (см. **Паразитизм**).

*Любого сведущего человека поражает невероятное многообразие живых существ на Земле – от амёбы до кита, от эвглены зелёной до секвойи и от элегантной нематоды до человека. Но в основе этого ошеломительного многообразия лежит только один структурный кирпичик – клетка, состоящая на 99 % из четырёх самых распространённых в Космосе химических элементов.*

**Клетка** (лат. **cella\*** – *полость*, греч. **kytos**, англ. **cell**, нем. **Zelle**). Морфофункциональный “кирпичик” живого, наименьшая фундаментальная единица жизни, способная к самовоспроизведению. Согласно определению профессора МГУ Ю.С. Ченцова, *клетка – это ограниченная активной мембраной, упорядоченная, структурированная система биополимеров (нуклеиновых кислот и белков) и их надмолекулярных комплексов, участвующих в единой совокупности метаболических и энергетических процессов, осуществляющих поддержание и воспроизведение всей системы в целом*. Клетка – это не просто сумма элементов, а нечто организованное, приобретающее, благодаря “концертному” взаимодействию элементов, новые свойства, не присущие отдельным органоидам самим по себе. Взаимодействие клеточных элементов выдающийся советский биолог А. А. Нейфах назвал механизмами *интеграции* клетки, под которыми понимается

целенаправленный процесс объединения элементов клетки в целостную систему, каждая часть которой испытывает на себе ограничения со стороны системы, а вся совокупность не может существовать без какой-либо из частей.

Несмотря на хаос, диктуемый броуновским движением, как органеллы, так и отдельные макромолекулы клетки находятся в высокоупорядоченном состоянии, а субклеточные наномашинки осуществляют прецизионные механические операции, вылавливая нужные им векторы тепловых толчков (см. **Рибосомы**). Многие белки содержат сигналы клеточной локализации в виде короткой последовательности аминокислот и в норме целенаправленно попадают в ядро, ЭПР, аппарат Гольджи или транспортируются клеткой наружу. Это так называемый “protein targeting”. Кроме того, большинство компонентов клетки закреплены на внуриклеточных мембранах, включая тесную взаимосвязь хроматина с ламинной ядерной оболочкой, или связаны с плазматической мембраной, или цитоскелетом.

В основе жизни клетки лежит сложно организованная во времени и пространстве работа генных и белковых систем (так называемых генных и белковых сетей). У каждой клетки своя генетическая история – история развития и изменений её генома. В дифференцированных (зрелых) соматических клетках большинство генов не активны, и с них не осуществляется транскрипция. (В зрелых клетках активны обычно не более 5 % генов, исключая только нейроны, в которых активность значительно выше\*\*.) При этом каждый тип клеток определяется характером активности генов (набором синтезируемых ею белков и регуляторных РНК). Интересно отметить, что размеры клеток не зависят от размеров организма. (Чтобы оценить размер клетки, представьте, что в головке английской булавки поместится ~40 тыс. клеток.) Например, клетки печени у лошади и мыши имеют примерно одинаковый размер. Это правило было названо “*законом постоянного объёма*”. Из всего мира живых существ по размерам клеток полностью выпадают из ряда только клетки зелёной морской водоросли из класса сифоновых – ацетабулярии (*Acetabularia*), размеры клеток у которой достигают в длину 4–6 см. Другие организмы с близкими размерами клеток не известны. Следует отметить, что на уровне клетки почти нет никакой разницы между любыми эукариотическими организмами, что говорит о единстве “корневой истории” всех животных, грибов и растений. Наконец, надо подчеркнуть, что клетка до сих пор остаётся неисчерпаемым для исследователей объектом изучения. *Это самое древнее и самое загадочное на Земле совершенство!*

\*Термин *cella* впервые употребил современник Ньютона молодой английский натуралист Роберт Гук (Нooke, 1635–1703) в 1665 г. в книге “Микрография, или некоторые физиологические описания мельчайших тел посредством увеличительных стёкол” при описании своих исследований строения пробки, в которых он обнаружил ячеистые полости – “мешочки”,

или “пузырьки”, ограниченные стенками. Эти наблюдения были повторены на различных растениях английским ботаником и врачом Неемия Грю (Grew N., 1641–1712), а в 1671 г. и итальянским натуралистом и врачом Марчелло Мальпиги (Malpighi M., 1628–1694). В 1674 г. Левенгук обнаружил свободные клетки.

Словом “целла” также называют святилища (главные помещения) в древнейших храмах на территории Ближнего Востока. В православных монастырях индивидуальные помещения для монахов называют *кельями*.

**\*\***В 2006 г. нейробиологи из Алленовского института исследований головного мозга (Сиэтл, США) пришли к выводу, что большинство генов (84 % от числа всех исследованных) активны в какой-либо проанализированной части головного мозга мыши. Такой вывод был сделан на том основании, что **в момент смерти мыши в её мозгу активны больше 80 % генов, и такая их активность ещё некоторое время сохраняется неизменной.**

**Клетки боковой популяции.** От англ. Side-population (SP–клетки). Популяция гемопоэтических клеток, обладающих способностью “выкачивать” некоторые флуоресцентные красители.

**Клетки воспаления.** Образное название полифункциональной субпопуляции CD4 Т-клеток, стимулирующих процесс разрушения патогенов макрофагами. Вырабатывают ряд цитокинов, участвующих в мобилизации и организации комплексного иммунного ответа. Клетками мишенями у “клеток воспаления” являются макрофаги (индукция дифференцировки макрофагов, их активация и стимулирование миграции в очаг воспаления), Т-клетки-эффекторы и клетки эндотелия.

**Клетки Ито.** Звёздчатые клетки печени, запасающие жир (липоциты). Располагаются в субэндотелиальном пространстве Диссе (см. **Пространство Диссе**). Участвуют в регуляции кровотока и тем самым, оказывают влияние на портальную гипертензию.

**“Клетки-киборги”.** От англ. cyborg – *кибернетический организм*. Образное название модифицированных клеток человека, к поверхности которых прикрепляются наночастицы с определёнными свойствами (например, магнитными), в результате чего такими клетками можно управлять на расстоянии. В тканевой инженерии из таких клеток можно получать сложные конструкции, укладывая их в многослойные структуры, используя магнитные поля определённой конфигурации.

**Клетки купферовские (Kupffer cell)\*.** Звёздчатые эндотелиоциты, относящиеся к клеткам ретикуло-эндотелиальной системы (подвижным макрофагам)\*\*, обладающие способностью к выраженному *эндоцитозу* (пиноцитозу и фагоцитозу). Локализуются на внутренней поверхности капилляроподобных сосудов печени (выстилают просвет печёночных синусов, или синусоидов) у земноводных, рептилий, птиц и млекопитающих. Образуются из моноцитов крови. Специализируются на удалении из кровотока мёртвые клеток, клеточного *дебриса* (детрита), а также осуществляют *периферический* протеолиз пептидных гормонов,

например, паратгормона. Возможно, что они также контролируют процессы регенерации печени. Активируются при генерализованных инфекциях и травмах, поглощают эндотоксины и вырабатывают ряд факторов, усиливающих дискомфорт и недомогание. Синонимы – *купфера клетки, купферовы клетки печени, стеллатные клетки (starlike, stellate endothelial cell – звёздчатые эндотелиальные клетки)*. Их также называют *тканевыми макрофагами* печени, или фагоцитирующими клетками печени.

\*Открыты в 1878 г. немецким анатомом К. Купфером (Kupffer, 1829–1902).

\*\*Лизосомы купферовских клеток содержат больше кислых нуклеаз и катепсинов и меньше кислой фосфатазы и бета-глюкуронидазы, чем гепатоциты.

**Клетки Лейдига (Leydig's cell)\*.** Интерстициальные железистые клетки (гландулоциты) семенников (тестикул, яичек), синтезирующие андрогены (тестостерон), а также в малых количествах эстрогены. Содержат высоко развитый гладкий эндоплазматический ретикулум. Недостаточность секреции андрогенов клетками Лейдига называется *гиполейдигизм*.

\*По имени немецкого анатома и гистолога Франца Лейдига (Leidig F., 1821–1908), описавшего эти клетки. В 1857 г. Лейдиг также разработал структурно-функциональную классификацию тканей (см. **Ткани**).

**Клетки места (place cells).** Клетки гиппокампа, открытые у крыс в 1973 г. Джоном О'Кифом (John O'Keefe), которые активируются, когда животное оказывается в определённом месте лабораторного помещения. О'Киф назвал эти клетки *place cells – клетками места* и предположил, что они создают в головном мозгу своеобразную внутреннюю карту окружающего пространства. При попадании животного в разные пространственные обстоятельства эти клетки возбуждаются, и их коллективная активность и создаёт структуру, похожую на пространственную карту (см. **Грид-нейроны**).

**Клетки недифференцированные.** Не строгий термин, обозначающий клетки, не имеющие признаков и маркёров, отражающих принадлежность к той или иной ткани и способные к дифференцировке.

**Клетки памяти.** Образное название, которое получили малые В-лимфоциты\*, образующиеся в результате первичного иммунного ответа и создающие основу для повторного ответа при следующем контакте организма с тем же самым антигеном. Факт существования клеток памяти положен в основу клинического принципа *поддерживающей вакцинации*. В клетках памяти в ходе иммунного ответа происходит *соматическое гипермутирование* переменных областей (VDJ и VJ) иммуноглобулиновых генов, отличающее эти области от ДНК-последовательностей зародышевой линии клеток (переменных областей иммуноглобулиновых генов в половых клетках). Антитела, синтезированные клетками памяти, обычно имеют более высокую

аффинность, чем антитела, появляющиеся в начале иммунного ответа (см. **Клональная селекция, Соматическое гипермутирование**).

\*Зрелые, продуцирующие антитела плазматические клетки, возникающие из активированных антигеном В-лимфоцитов.

**Клетки-предшественники.** Клетки, находящиеся на низком уровне дифференцировки, но уже коммитированные к развитию в определённом направлении. Синонимы – *унипотентные клетки, унипотентные стволовые клетки*.

**Клетки Пуркинье\*.** Мультиполярные (веероподобные) нейроны коры мозжечка грушевидной формы, имеющие самые большие размеры, отростки которых направлены к ядрам мозжечка\*\* и оснащены приблизительно 150 тысячами дендритных контактов.

\*Названа по имени чешского естествоиспытателя Яна Эвангелиста Пуркинье (1787–1869).

\*\*Скопления серого вещества (клеток) в белом веществе “червя”, образующие два кровельных, два пробкообразных, зубчатое и несколько шаровидных ядер.

**Клетки ХеЛа (HeLa cells)\*.** Первая иммортализованная (бессмертная) культура (линия) опухолевых клеток человека, полученная из карциномы шейки матки. Клетки легко размножаются *in vitro* и широко используются уже в течение длительного периода времени для решения различных экспериментальных задач, а также для культивирования вирусов человека.

\*Название дано по имени пациентки Henrietta Lacks (в литературе встречается и имя Helen Lane), молодой негритянской девушки 23 лет, умершей в 1951(3?) г. от карциномы шейки матки. Считается, что по суммарной массе клетки ХеЛа, имеющиеся во всех клеточных лабораториях мира, во много сотен раз превосходят массу тела давно умершей Генриетты Лэкс. Это жестокое следствие их бессмертия, обусловленного способностью экспрессировать гены теломеразы (см. **Теломераза**).

**Клетки-хелперы.** От англ. help – *помощь*. Буквально, “клетки-помощники”. Т-лимфоциты, экспрессирующие CD4\*-рецепторы и выделяющие ряд важных интерлейкинов. Участвуют в индукции и усилении опосредованной клетками цитотоксичности. Усиливают также секрецию иммуноглобулинов активированными В-лимфоцитами. Среди Т-хелперов обнаружен особый тип *провоспалительных* клеток, обозначенных как Т-хелперы-17\*\* (Th17). Эти клетки продуцируют один из медиаторов воспалительного процесса интерлейкин-17 (IL-17), не только защищающий организм от патогенов, но и связанный с избыточной активностью иммунокомпетентных клеток, которая характерна для различных аутоиммунных заболеваний, таких как псориаз, ревматоидный артрит, рассеянный склероз и др. Синоним – *Т-хелперы*.

\*Аббревиатура от английского понятия Cluster differentiation (CD) – *кластер дифференцировки*.

**\*\*Идентифицирован особый ген (SGK1), принимающий участие в образовании Т-хелперов-17 (см. Солевой сенсор).**

**Клетка-хозяин.** Понятие, используемое для обозначения клеток, обеспечивающих воспроизведение и рост вирусных частиц за счёт своих метаболических процессов.

**Клеточная дифференцировка.** Процесс, приводящий к возникновению различных специализированных клеток, полученных от одной общей родительской (стволовой) клетки. В процессе дифференцировки клетка реализует генетические потенции к развитию до конечного дефинитивного\* морфофункционального состояния (см. Дифференцировка). В организме человека насчитывают более 220 типов дифференцированных соматических клеток.

\*От лат. definite – *определённо, конкретно, точно.*

**Клеточная память.** Способность клеток и их потомков сохранять изменённые паттерны экспрессии генов, индуцированные прежними воздействиями. Такая стойкая клеточная память обусловлена эпигенетическими модификациями ДНК и гистонов, происходящими без изменения генома (последовательностей ДНК).

**Клеточная сигнализация.** Способность клеток распознавать внешние сигналы и воздействия (факторы роста, цитокины, гормоны, адгезионные сигналы, апоптотические сигналы и др.) и отвечать на них изменениями метаболизма, характера поведения, формы, “выключением” или “включением” процесса деления, а также передавать сигналы другим клеткам.

**Клеточная теория\*.** От греч. *teoria* – *размышление.* Обобщённые представления о строении клеток как элементарных единиц живого, об их размножении и формировании многоклеточного организма. Основные положения клеточной теории выражены в следующих постулатах: 1. Клетка – элементарная единица живого, своеобразный морфо-функциональный кирпичик живого; вне клетки нет жизни. 2. Клетка – единая система, включающая множество закономерно связанных друг с другом элементов, представляющих собой определённое целостное образование, состоящее из сопряжённых функциональных единиц – органелл (органовидов). 3. Все клетки гомологичны (сходны) по строению и основным свойствам. 4. Клетки возникают только из клеток путём деления исходной (материнской) клетки, происходящего после удвоения генетического материала (ДНК). Этот постулат отражает знаменитое изречение Рудольфа Вирхова: “*Omnis cellula ex cellula*” – “Каждая клетка из клетки”. 5. Многоклеточный организм – сложная система, состоящая из множества клеток, объединённых и интегрированных в системы тканей и органов, связанных друг с другом с помощью гуморальной (гормональной) и нервной регуляции. 6. Клетки многоклеточных организмов *тотипотентны* (см. Тотипотентность), т. е. обладают всей генетической информацией, присущей данному организму, но отличаются друг от друга разной степенью реализации этой

информации (разной экспрессией различных генов), что приводит их к морфологическому и функциональному разнообразию (к различной дифференцировке).

\*Авторами клеточной теории являются немецкие учёные ботаник Матиас Якоб Шлейден (1804–1881) и зоолог Теодор Шванн (1810–1882). Главная идея клеточной теории – “ткани растений и животных состоят из клеток”, или другими словами “жизнь сосредоточена в клетках!” – отражена в книге Т. Шванна “Микроскопические исследования” (1839 г.). Именно это положение стало известно, как клеточная теория Шлейдена–Шванна. Справедливости ради следует отметить, что основы клеточной теории закладывали и другие учёные, такие как французский ботаник Анри Дютроше (1776–1847) и чешский естествоиспытатель Ян Эвангелиста Пуркинье (1787–1869). Наконец, немецкий патолог Рудольф Вирхов (1821–1902) сделал завершающее обобщение, выдвинув теорию *целлюлярной патологии* в знаменитой книге “Die Cellularpathologie” (1855 г.), хотя сам термин “клеточная патология” выражал у Вирхова только роль клетки в патологии и не более, поскольку тогда мало, что ещё было известно не только о патологии клеток, но и о строении самих клеток.

**Клеточные протоонкогены (с-онс).** Эволюционно консервативные гены эукариотических клеток, сходные по нуклеотидной последовательности с вирусными онкогенами, для которых доказано клеточное происхождение. Названия многих онкогенов обычно соответствуют первым буквам или сокращённым обозначениям опухолей, вызываемых гомологичными онковирусами (например, название протоонкогена *c-sis*\* произведено от *Simian sarcoma* – *саркома обезьян*; гена *erbB* – от *erythroblastoma*; а гена *ras* – от *rhabdomyosarcoma*). Продукты онкогенов носят название *онкобелки*\*.

\*Названия протоонкогенов пишутся строчными буквами, а онкобелков – с прописной (например, онкоген *c-ras* и его продукт белок *Ras*).

**Клеточные технологии\***. Технологии манипулирования с клетками, позволяющие избавлять больных людей от многих неизлечимых с помощью медикаментозных методов болезней. Во многих странах стали рутинными операции по выращиванию лоскутов кожи\*\* и роговицы при тяжёлых ожогах, заживлению ран, трофических язв, пролежней и свищей, клеток для восстановления костей при тяжёлых переломах, клеток для регенерации суставов (суставных поверхностей) при тяжёлых артритах и артрозах. Проводится даже замена некоторых внутренних органов, таких как гортань, трахея, уретра и мочевого пузыря\*\*\*, в результате чего трансплантология выходит на новые рубежи, поскольку для таких реконструкционных операций используются клетки самого пациента (“запчасти” готовятся из клеток пациента, что снимает проблему иммунологического отторжения). Делаются попытки даже выращивания вне организма сложных органов, например, печени. Для лечения

инсулинозависимого диабета разрабатываются методики культивирования  $\beta$ -клеток в заменяемых через определённое время патронах (контейнерах), вводимых в кровеносный сосуд пациента. Тем самым снимается проблема иммунологического конфликта (см. также “Умная клетка”). Клеточные технологии легли в основу нового направления в медицине, или, точнее, в *биомедицине*, получившего название “регенеративная медицина”, а сами клеточные технологии породили такие понятия как “тканевая инженерия” и “клеточная инженерия”. В последнее время заговорили о выращивании искусственных клеточных агломератов, получивших название “синтетические человеческие существа с эмбрионоподобными свойствами” (*synthetic human entities with embryolike features*). Их называют также Sheef’ами. Создание Sheef’ов связано со свойствами эмбриональных клеток самоорганизовываться в эмбрионоподобные структуры, что позволяет конструировать новые разновидности тканей и органов, и, возможно, когда-нибудь в будущем приведёт к созданию нового зрелого человекоподобного существа с “улучшенными характеристиками” – более умного, более жизнеспособного и избавленного от многих болезней. Так что грядёт эра нового Франкенштейна и создания нового Голема\*\*\*\*\*.

\*Клеточные технологии стали развиваться после того, как в начале 90-х годов XX века из зародышей человека, возрастом не более двух недель\*\*\*\*, полученных с помощью искусственного оплодотворения, научились выделять плюрипотентные стволовые клетки, способные давать начало различным тканям.

\*\*Впервые это удалось экспериментально сделать российскому клеточному биологу Василию Васильевичу Терских.

\*\*\*Впервые искусственный мочевой пузырь вырастил американский специалист по клеточным технологиям Энтони Атала (A. Atala).

\*\*\*\*В 1979 г. было принято ограничение на сроки выращивания искусственных эмбрионов до 14 суток.

\*\*\*\*\*См. роман английской писательницы Мэри Шелли (1797–1851) “Франкенштейн, или Современный Прометей”, 1818. Голем – имя искусственного человекоподобного существа, вылепленного из глины в XVI веке пражским раввином Лёвом (Иегуда Бен-Бецалем) для защиты соплеменников от врагов.

**Клеточный клон.** Потомство клеток, возникших из одной клетки (см. **Клон**).

**Клеточный рост.** 1. Чаще, в буквальном смысле – *рост числа клеток*, обусловленный процессом их митотического деления, не сопровождающийся повышением уровня дифференцировки. 2. Реже, увеличение размеров клетки.

**Клеточный цикл (КЦ).** Понятие, отражающее последовательность событий, происходящих в клетке при её делении. Главный фактор в КЦ – это время. До открытия КЦ процессы, происходящие в клетке, изучали под углом вопросов: “что было?”, “что происходило?” и “как происходило?”, но не задавались вопросом: “когда происходило?”. Толчком послужило

открытие, сделанное Прескоттом, Шербаумом, Цейтеном и Свифтом в 1950 г., – ДНК удваивается между делением клетки, а не во время его. Главный инструмент в изучении клеточного цикла – радиоавтография. С её помощью Альма Говард и Стивен Пелк (Стефан Пельц) в 1953 г. подразделили интерфазу на три периода: пресинтетический (постмитотический), синтетический и постсинтетический или премитотический (соответственно фазы G<sub>1</sub>, S и G<sub>2</sub>)\*. Когда-то мой учитель Ольга Игоревна Елифанова (Грабарь) написала: “Подобно тому, как историки придумали задним числом эпоху Ренессанса\*\* или эпоху Просвещения, населив её яркими персонажами, так Говард и Пелк сумели создать историю отдельно взятой клетки с её периодами, хотя границы между ними также условны, как границы между историческими эпохами”. Благодаря представлениям о КЦ удалось вычленить и изучить определённые события, происходящие в делящейся клетке, и, главное, их последовательность во времени. Возникло также представление о “клеточном велосипеде”, имеющем “колесо роста” и “колесо самовоспроизведения” (удвоения\*\*\*); иногда они крутятся независимо. События КЦ обеспечиваются сложнейшей системой регуляции, направленной на поддержание своевременности начала синтеза ДНК и препятствование митозу, если ДНК содержит ещё не “отрепарированные” (не исправленные) ошибки. Критическим событием в КЦ является переход клетки в S-период. “Решение” принимается в точке G<sub>1</sub>-периода, называемой *точкой рестрикции (точкой ограничения, точкой R, или пунктом Парди)\*\*\*\**. Этот важнейший момент КЦ регулируется при участии белков семейства циклинов и зависимых от них киназ (Cdk – циклин-зависимых киназ), а также белков, взаимодействующих с ними (см. **Циклины, Циклин-зависимые киназы**). Эти киназы фосфорилируют ряд субстратов, важнейшим из которых для КЦ является белок Rb1 (pRb) – продукт гена (локуса) ретинобластомы. По мере прохождения клеткой G<sub>1</sub>-периода pRb неуклонно фосфорилируется G<sub>1</sub>-специфическими циклин-зависимыми киназами, теряя при этом способность связываться с транскрипционным фактором, обозначаемым как E2F. Освобождённый из “объятий” pRb фактор E2F приступает к транскрипции генов, кодирующих белки, необходимые клетке для начала синтеза ДНК. Синоним – *митотический цикл*. Следует отметить, что очень много сделали для понимания КЦ L. G. Lajtha, R. Baserga, Pardee A. В. и Prescott D. M.

\*От англ. gap – брешь, промежуток, интервал.

\*\*Эпоха Возрождения – это менее точный термин, чем эпоха Просвещения.

\*\*\*Удвоение (репликация) ДНК даёт два набора хромосом, а процесс *биопляризации* – два ядра, с последующим цитокинезом и образованием двух дочерних клеток.

\*\*\*\*У дрожжей эта точка называется “START”.

**Кливедж.** Калька от англ. cleavage – *расщепление, раскалывание*. Селективное протеолитическое разрезание клеточных или вирусных белков-предшественников. Продуктами кливеджа, например, являются различные протеолитические фрагменты клеточного прионного белка PRP<sup>C</sup> (см. **Прионы**).

**Климакс.** От англ. climax – *высшая точка, кульминационный пункт* (нарастание) < греч. klimax (klimaktër) – *восхождение, ступень, градация* (лестница). 1. Возрастные изменения, связанные с гормональной перестройкой женского организма. При этом наблюдается снижение в крови уровней прогестерона и эстрогенов. В свою очередь, снижение уровня продукции эстрогенов приводит к возникновению климактерического синдрома, сопровождающегося дезадаптацией и тревожными расстройствами (см. **Флашинг**). Следует подчеркнуть, что климакс очень сложный физиологический процесс, который, как и сам процесс старения, не исчерпывается только возрастным снижением поступления в кровь половых гормонов\*. Хорошо известно, что в результате удаления яичников старение начинается раньше, чем при их наличии. Аристотель считал, что менопауза наступает в возрасте около 40 лет, а вот в Тибете климакс наступает около 80 лет. Нормальным же периодом гормональной перестройки для европеоидных женщин считается возраст около 50 лет. У тех женщин, для которых характерен низкий репродуктивный потенциал, климакс наступает раньше (см. **Менакме**). Синонимы – *климактерия, менопауза, менопаузальный период*.

\*Ещё в 1971 г. американский гериатр Пауль Старр рекомендовал вводить половые гормоны пожилым женщинам для отсрочки развития климактерических симптомов, в частности, остеопороза. Поэтому в обычной клинической практике для восстановления качества жизни женщин в постменопаузе врачи широко применяют заместительную гормональную терапию. Однако в настоящее время стало ясно, что такая гормонотерапия увеличивает частоту сосудистых катастроф (инфарктов и инсультов), а также провоцирует возникновение рака.

2. Стабильный биоценоз, находящийся в равновесии со средой и являющийся конечным этапом эволюции *серии*. Другими словами, сообщество растений, находящихся в равновесии с климатом, а также другими экологическими факторами биотопов и, исходя из этого, не способных к эволюции при отсутствии каких-либо пертурбаций. Например, в большинстве случаев такой устойчивой конечной стадией (*климаксным сообществом*) является многоярусный лес. На самом деле, каким будет конечный этап сукцессии, зависит, прежде всего, от макроклимата (*климатического климакса*). Так в высоких широтах это будет тундра (см. **Серии**).

**Климактерий.** От греч. klimaktër – *ступень лестницы*. Термин, отражающий резкий подъём окислительных процессов и усиление дыхания в созревающих после сбора плодах. Исключение составляют

только плоды citrusовых растений. Этот же процесс сопровождается наибольшим выбросом этилена, играющего роль гормона созревания.

**Клинокинезы.** От греч. *klino* – *наклоняю* и *kineo* – *двигать*. Способность свободно передвигающихся организмов останавливать движение и поворачивать в обратную сторону при переходе в менее благоприятную зону обитания. Клинокинез характерен, например, для парамеций (см. **Кинезы**).

**Клинотаксис.** От греч. *klino* – *наклоняю* и *taxis* – *расположение по порядку*. Стремление организма к стимулу.

**Клипеолабрум.** От лат. *clipeus* – *круглый медный щит* и *labrum* – *губа, край*. Верхняя губа у ногохвосток (*Collembola*).

**Клипеус.** От лат. *clipeus* – *круглый медный щит* (*clipeatus* – *вооружённый щитом*). Комплексный зачаток зародышевых придатков на премандибулярном сегменте у первичнобескрылых насекомых (*Apterigota*), в частности у ногохвосток (*Collembola*).

**Клоака.** От лат. *cloaca* – *коллектор, собиратель* (англ. a sewer) < (*cluere* – *чистить, ополаскивать*) – *сточный канал для нечистот*. 1. Расширенный нижний отдел кишечника у птиц и однопроходных позвоночных животных, например, у черепах. Представляет собой общий мешок, в который открываются мочевыводящие и половые пути, а также прямая кишка. Интересно отметить, что водные черепахи, находясь в состоянии сезонного анабиоза, дышат с помощью клоаки, стенки которой пронизаны многочисленными капиллярами. 2. В эмбриологии – расширенный каудальный (хвостовой) конец кишки зародыша, в который открываются протоки первичной почки и *аллантоиса* (зародышевого мочевого мешка) (см. **Аллантоис**). 3. Клоакальные анатомические образования присутствуют и у некоторых беспозвоночных (например, тараканов). Синоним – *афедрон\**.

\*От греч. *afedron* – *клоака, отхожее место, зад* (задница). *Афедрон ты жирный свой подтираешь коленкором* (А.С. Пушкин). Интересно отметить, что прогрессивное развитие Рима со времён его возникновения было связано с созданием акведуков и системы канализации – *cloaca maxima*.

**Клон.** От греч. *klon* – *ветвь, отпрыск, росток*. 1. В общей биологии – *группа генетически тождественных организмов, развивающихся из клеток одного родительского организма*. Различают клонирование растений, получаемых методом *микровегетативного размножения*, и клонирование животных, для получения которых используют технологию переноса ядер соматических клеток в энуклеированные яйцеклетки (см. **Клонирование**). 2. В клеточной биологии клон – это *группа клеток, происходящих от одной общей клетки*. Другими словами, клон – это идентичные потомки одной родительской бактериальной или соматической эукариотической клетки (см. **Клеточный клон**). 3. Понятие “клон” также используется в молекулярной биологии для обозначения большой популяции идентичных макромолекул (чаще ДНК).

**Клональная селекция.** Каждый зрелый В-лимфоцит образует антитела только одной специфичности, для синтеза которых использует только один набор вариабельных областей (VDJ и VJ) иммуноглобулиновых генов, поскольку чужеродный антиген, попавший в организм, отбирает при участии ФДК (см. **Фолликулярные дендритные клетки, Центры размножения**) только те клетки, с которыми он может связаться. В результате эти клетки активируются и начинают интенсивно пролиферировать, образуя *клон* плазматических клеток. Некоторые клональные потомки становятся зрелыми В-лимфоцитами, продуцирующими антитела одинаковой специфичности, а другие долгоживущими *В-клетками памяти* (см. **Клетки памяти**).

**Клональная экспансия.** От греч. *klon* – *ветвь, отрпыск, росток* и лат. *expansio* – *расширение, распространение*. Процесс постоянного увеличения числа различных аномалий в индивидуальных клетках опухоли по мере её развития (прогрессии), обусловленный новыми мутационными циклами, каждый из которых приводит к появлению популяций всё более приспособленных к пролиферации и всё более злокачественных клеток. Другими словами, процесс образования популяций клеток, представляющих собой двойные, тройные, четверные и т. д. мутанты (см. **Опухолевая трансформация**). Синоним – *клональная преемственность*.

**Клонирование.** От греч. *klon* – *ветвь, отрпыск, росток*.  
1. В клеточной биологии\* – получение генетически однородного потомства путём переноса в энуклеированную (лишённую ядра) яйцеклетку ядра соматической клетки (технология SCNT). Процесс клонирования млекопитающих сильно осложняется *неполным деметилированием диверсифицированных генов*. Это означает, что часть генов, необходимых для развития зародыша, в подсаженном в яйцеклетку ядре соматической клетки остаются “выключенными”. Поэтому клонирование следует рассматривать как первый способ перепрограммирования генетического материала соматических клеток. Интересно отметить, что клонировать мышей проще, чем крыс, а человека (для получения эмбриональных стволовых клеток) проще, чем обезьяну.

Первые эксперименты по пересадке в ооцит ядер, взятых из клеток эмбрионов лягушки, находящихся на разных стадиях развития, были проведены в 1948 г. Георгием Лопашовым. К сожалению, эти эксперименты оказались малоизвестными, и статья о результатах работы не была принята к публикации в преддверии проведения печально известной августовской сессии ВАСХНИЛ, решениями которой клеветы Трофима Лысенко и Исаяи Презента окончательно добились российскую генетику. И только в 1953 г. американские эмбриологи Бриггс (R. Briggs) и Кинг (T. King) на леопардовых лягушках (*Rana pipiens*), а в 1962 г. англичанин Джон Гёрдон\*\* (J. Gurdon) на южноафриканской шпорцевой лягушке (*Xenopus laevis*) повторили и развили опыты Лопашова по пересадке ядер соматических клеток в энуклеированные яйцеклетки.

Воистину, *Россия – родина невидимых слонов!* Первый крупный успех в клонировании млекопитающих был достигнут в 1997 г. шотландскими учёными из Рос(з)линского института в Эдинбурге, которые получили знаменитую на весь мир овечку по имени Долли\*\*\*. Работу проводили Ян Вильмут (Ian Wilmut) с коллегами путём переноса ядра, взятого из клетки молочной железы цукотной\*\*\*\* шестилетней овцы, находящейся в последнем триместре беременности. Оригинальность подхода авторов заключалась в том, что все клетки-доноры ядер предварительно культивировали *in vitro* и переводили в состояние пролиферативного покоя. По-видимому, этот подход облегчил задачу перепрограммирования генома соматических клеток (“стирания” информации о соматическом происхождении хромосом). Результаты показали, что, по крайней мере, в клетках этого типа не происходит необратимая модификация генетической информации, необходимой для полного развития организма, хотя целый ряд проблем эпигенетического характера разрешить так и не удалось, по крайней мере, для безопасного клонирования человека. Что же касается клонирования домашних и сельскохозяйственных животных (телят, кошек, собак и др.), то оно уже поставлено на широкую ногу, особенно это касается крупного и мелкого рогатого скота. Появилось даже понятие “клонированное мясо”, которое, возможно, непроизвольно мы все уже пробовали. В журнале *Cell* (январь, 2018) была опубликована статья, сообщающая о том, что китайские учёные из шанхайского Института нейронаук, используя технологию SCNT, получили два жизнеспособных клона макаки-резус из 79 эмбрионов, подсаженных суррогатным матерям. Следует отметить, что макаку-резус клонировали ещё в конце XX века, но только методом раздробления эмбриона, находящегося на ранних стадиях развития. 2. В молекулярной биологии, клонирование ДНК.

\*В настоящее время вместо термина “клонирование” (англоязычное “cloning”) предпочтительнее использовать термин “пересадка ядер” (“*nuclear transplantation*”, или “*somatic cell nuclear transfer*”, SCNT).

\*\*Джон Гёрдон – зоолог из Оксфордского университета, который проводил опыты с южноафриканскими шпорцевыми лягушками (*Xenopus laevis*), перенося ядра, полученные из клеток эпителия кишечника головастика в безъядерные яйцеклетки. При этом ему удалось получить четырёх взрослых лягушек (две из которых оказались стерильными). За эту работу в 2012 г. Джон Гёрдон вместе с японским учёным Синья Яманака получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине (см. **Факторы Яманаки**).

\*\*\*Овечка получила прозвание “Долли” от имени известной кантри-певицы Долли (Куколка), работавшей в соседнем с институтом баре и обладавшей выдающимся бюстом. На самом деле группа Яна Вильмута занималась генетической модификацией яйцеклеток, и Долли была получена почти случайно (с 227-ой попытки!). Позднее были получены овцы, молоко которых содержит VIII-фактор свёртывания человека,

необходимый людям, страдающим гемофилией. В том же 1997 г. австралийские учёные клонировали 470 идентичных эмбрионов телят из клеток одного эмбриона. В настоящее время клонировано так много различных животных и, прежде всего домашних, что даже нет смысла их перечислять.

\*\*\*\*Беременной.

**Клонирование генетическое.** От греч. klon – *ветвь, отпрыск, росток* (англ. cloning). В генной инженерии термин обозначает процесс, с помощью которого получают большое количество идентичных молекул ДНК, используемых для анализа или получения белка (иначе – это процесс амплификации ДНК или процесс “клонирования генов”). Методы клонирования основаны на конструировании химерных (гибридных) молекул ДНК, состоящих из клонируемого фрагмента, встроенного в какую-либо конструкцию для клонирования, в качестве которых используют самостоятельно (автономно) экспрессирующиеся *векторы* (см. **Вектор**). С помощью методов клонирования были созданы генетические библиотеки, содержащие многие тысячи перекрывающихся фрагментов ДНК человека, что послужило основой полной расшифровки генома человека в рамках государственного проекта США “The Human Genome Project”.

**Клонирование репродуктивное.** От греч. klon – *росток*, лат. re – *снова* и англ. productive – *производительный, плодородный* (буквально, способный к размножению). Клонирование, проводимое с целью получения нового организма, генетически полностью идентичного исходному организму. Репродуктивное клонирование исключает элемент случайности, главенствующий при обычном половом способе размножения. Что касается зачатия и рождения людей, то в отношении нас можно с твёрдой уверенностью сказать, *что все мы – продукты случайности!*

**Клонирование терапевтическое.** 1. В общем смысле – это методика, предполагающая наработку стволовых клеток из эмбрионов для заместительной терапии широкого спектра заболеваний, включая болезнь Паркинсона, травмы спинного мозга и диабет первого типа. 2. Термин также обозначает неточное, но распространённое название процедуры репрограммирования ядра соматической клетки с целью получения индивидуальных линий эмбриональных стволовых клеток (*ЭСК, ESC*), сохраняющих геном исходной клетки. Позволяет получать иммунологически совместимый клеточный материал для проведения заместительной клеточной терапии. Клонирование проводится путём переноса ядра соматической клетки пациента в энуклеированную донорскую яйцеклетку\* (*CNTP – cell nuclear transfer procedure*), с последующим её развитием до стадии раннего эмбриона, из которого и получают терапевтический клеточный материал. Следует отметить, что в связи с открытием способов получения *iPS*-клеток необходимость в терапевтическом клонировании, возможно, ещё не реализовавшись,

отпадёт (см. **Стволовые эмбриональные клетки человека, полученные методом клонирования**).

\*Энуклеация – очень проблемная процедура для яйцеклеток приматов и человека, сопровождающаяся повреждением их структуры (разрывом ядерного материала с веретеном деления) и делающая невозможным последующий процесс дробления. Для этой цели в настоящее время используют компьютеризированную систему визуализации (Oosight Spindle Imaging), позволяющую очень точно направлять манипулятор.

**Клонические судорги.** От греч. *klonos* – *движение* (ритмическое подёргивание мышц). Судороги, при которых мышцы попеременно сокращаются и расслабляются, прерывистые судороги.

**Клонотека.** От греч. *klon* – *росток* и *theke* – *хранилище, склад*. Набор клонированных фрагментов кДНК, полученных в одних условиях из одного источника.

**Клонус.** От греч. *klonos* – *движение*. Ритмические непроизвольные сокращения скелетных мышц, возникающие при паратиреозе и некоторых заболеваниях ЦНС.

**Клото (Клофо) ген.** От имени *Klotho*\* получил своё название “*ген смерти клото*”, обнаруженный впервые у мышей, а затем и у человека, который существенным образом влияет на продолжительность жизни. У мышей мутации (точечные изменения) в этом гене вызывают феномен ускоренного старения, который проявляется укорочением продолжительности жизни, бесплодием, атеросклерозом, облысением, атрофией кожи и тимуса, снижением числа клеток гипофиза, продуцирующих гормон роста *соматотропин*. К сожалению, этот ген содержится и в геноме приблизительно 25 % людей, превращая их в особую группу риска. Чем больше копий этого гена у носителя, тем выше вероятность смерти в молодом возрасте.

\**Klotho* (Κλωθω) – имя древнегреческой богини судьбы, одной из трёх мойр (у римлян – парок). По представлениям древних греков, *Клото* – пряжа, которая вплетает в жизненную нить человека всё, что ни случается со смертным – счастливую или печальную участь. Оборвётся нить – и кончится жизнь. В произведениях древнеримского писателя-софиста Апулея, *Клото* представлена как богиня, заботящаяся о настоящем.

**Клэмп-лоудер.** От англ. *clamp* – *зажим, хомут* и *loader* – *погрузчик*. Белковый комплекс, фиксирующий положение репликативной вилки. Состоит из 5-ти субъединиц, которые формируют на ДНК так называемый *β-зажим*.

**Книдарии (*Cnidaria*).** От лат. *cnide* < греч. *knide* – *морская крапива* (род полипа) (лат. *urtica*). Название, означающее “*стрекающие*”. Тип кишечнополостных животных, преимущественно морских. Представлены одиночными или колониальными организмами, часто со сменой двух жизненных форм – свободно плавающей медузы

и прикреплённого полипа. В то же время гидры и коралловые полипы утратили форму медуз, а отдельные виды гидроидных и сцифоидных полипов не имеют поколений полипов. Для книдарий характерно наличие стрекательных клеток\*, расположенных как в эктодерме, так и энтодерме (у гидры на щупальцах) и имеющих стрекательные капсулы – *нематоциты* (см. **Книдобласты**, **Нематоциты**, **Нематоцисты**).

\*От древнерусского слова “стрекало”, соответствующее лат. *stimulus* – *остроконечная палка*, которой погоняли животных (иначе, побуждение, стимул).

**Книдобласты.** От лат. *cnide* < греч. *knide* – *морская крапива* и *blast* – *росток* (клетка). Специализированные стрекательные клетки кишечнорастных животных, например, гидры, способные выбрасывать содержащую яд зазубренную (несущую шипы) нить. Эта нить спирально свёрнута и находится под большим напряжением в контейнере с крышечкой, получившем название *книдоцит*. При прикосновении к крышечке (чувствительному шипику) нить выбрасывается, поражая жертву, но остаётся связанной с книдобластом с помощью нитчатой спиральной структуры, называемой *лассо* (см. **Книдоцисты**). Синоним – *нематоциты* (см. **Нематоциты**).

**Книдоциль.** От лат. *cnide* < греч. *knide* – *морская крапива* и новолат. *cilia* – *реснички*. Ресничная структура, расположенная в верхней части книдобласта. Синоним – *чувствительная щетинка*.

**Книдоцисты.** От лат. *cnide* < греч. *knide* – *морская крапива* и *kystis* (лат. *cysta*) – *пузырь*. Очень сложные по форме специальные внутриклеточные структуры клеток книдобластов. Представлены спирально свёрнутой нитью, формирующейся в процессе развития стрекательной клетки *книдобласта* (нематоцита) (см. **Нематоциты**).

**Коагулопатия.** От лат. *coagulatio* – *слипание* (*coagulo* – *сворачиваю*) и *pathos* – *страдание*. Нарушение процесса свёртывания крови, обусловленное недостаточностью в плазме тех или иных факторов свёртывания (обычно нескольких сразу), или возникающее при недостатке жирорастворимого витамина К. Врождённые состояния дефицита одного фактора свёртывания – *гемофилии* (например, *гемофилия А* вызвана дефицитом фактора VIII, а *гемофилия В* – дефицитом фактора IX). К коагулопатиям также приводят тяжёлые воспалительные или дегенеративные заболевания печени в результате подавления синтеза протромбина и факторов свёртывания II, VII, IX и X.

**Коагулопатии потребления.** От лат. *coagulatio* – *слипание* и *pathos* – *страдание*. Недостаточность факторов свёртывания, возникающая после тяжёлых кровопотерь или при инфекционных заболеваниях.

**Коагуляция.** От лат. *coagulatio* – *слипание* (*coagulo* – *сворачиваю*). Явление слипания частиц (в том числе в коллоидных системах), приводящее к их осаждению (образованию сгустка и выпадению осадка).

**Коадаптация.** От лат. *coadaptatio* – *взаимоприспособление*.  
1. Взаимное приспособление разных видов друг к другу в процессе

эволюции, например, приспособление организма хозяина к паразиту (гельминту) и паразита к хозяину. 2. Эволюционное приспособление органов друг к другу в составе целостного организма, обеспечивающее максимальную согласованность их функций в процессе жизнедеятельности.

**Коактиваторы.** От лат. *co* – *вместе, совместно* и *activatio* – *возбуждение*. 1. Малые регуляторные молекулы, играющие роль активаторов репрессоров (репрессор связывается с ДНК только в присутствии такой малой молекулы, изменяющей его конформацию). 2. Транскрипционные факторы, не связывающие ДНК, но необходимые для взаимодействия ДНК-связывающих активаторов с транскрипционным комплексом.

**Коакции\*.** От лат. *co* – *вместе, совместно* и *actio* – *деяние*. Взаимодействия между различными организмами, населяющими определённую среду (влияния их друг на друга). Подразделяются на: 1. *Гомотипические реакции* – взаимодействия между особями одного и того же вида. 2. *Гетеротипические реакции* – взаимодействия между особями разных видов.

\*Термин введён Клементсом и Шелфордом (Clements, Shelford, 1939).

**Коалесценция.** От лат. *coalescere* – *сливаться, срастаться*. 1. Слияние, самослияние, аутогезия частиц, слияние капель или пузырьков в подвижной среде. 2. В популяционной генетике понятие “точка коалесценции” – точка исчезновения разнообразия, появление генетического сходства. Например, точка коалесценции у рода *Ното* с шимпанзе существовала примерно 6–5 млн. лет назад, а у *Ното sapiens* с неандертальцами – 600–500 тыс. лет назад. Наконец, последний общий предок неандертальца, современного человека и “денисовцев” жил миллионы лет назад (см. “Древняя” ДНК).

**Коалиция.** От лат. *coalitio* – *объединение, соглашение, союз*. Группа животных одного вида, существующая на постоянной или временной основе, например, объединение молодых братьев-самцов у гепардов, способствующее их выживанию (см. **Прайд**).

**Коарктация.** От англ. *coarctation* – *сужение* < англ. *coarctate* < лат. *co-arto* – *сжимать*. Буквально, сжатый совместно, приводящий к сужению прохода (просвета) трубчатых органов. Например, коарктация аорты при синдроме Шерешевского-Тёрнера. Синонимы – *стриктура, стеноз*.

**Коатомеры.** От англ. *coat* – *оболочка, плева, покрывать* и греч. *meros* – *часть*. Белковые комплексы\*, обозначаемые как COPs\*\* (COP-I и COP-II), образующиеся из особых цитозольных белков и связывающиеся с транспортными пузырьками (везикулами), в результате чего формируется их протеиновая оболочка, называемая “каймой”. Другими словами, коатомеры покрывают снаружи транспортные пузырьки. Коатомеры относятся к системе внутриклеточного везикулярного транспорта и секреции (см. **Клатрин, Трискелеон**).

\*Например, COP-I, участвующие у дрожжей в обратном (*ретроградном*) транспорте мембранных компонентов из комплекса Гольджи (КГ) к эндоплазматическому ретикулуму (ЭР), состоят из восьми субъединиц и содержат GTP-связывающий белок, обозначаемый как ARF (ADP-ribosilation factor – *фактор рибозилирования аденозиндифосфата*). Белковый комплекс COP-II у дрожжей, состоящий из 5 субъединиц, напротив, участвует в *антероградном* транспорте и опосредует перенос везикул от ЭР к КГ, т. е. от донорской мембраны ЭР к акцепторной мембране КГ.

\*\*Аббревиатура COPs образована от англ. coated – *покрытые* и греч. proteins – *белки* (буквально, “покрывающие”, или “одевающие” протеины).

**Коацерваты.** От лат. coacervatus – *накопленный* < cervate – *сгруппированный, сгущенный*. Молекулярные структуры в форме коллоидных капель, возникающие в высокомолекулярных (в том числе протеиноидных) водных растворах, обособленные от раствора и способные избирательно накапливать различные соединения. Предполагают (по представлениям советского биохимика, акад. АН СССР А. И. Опарина, 1894–1980), что коацерваты существовали в “первичном бульоне” и были структурами, положившими начало зарождения жизни.

**“Ковровые шампунь”.** Образное название ферментных выделений личинок мух, поселяющихся в гнойных ранах, растворяющие гной и гибнущие клетки. Интересно отметить, что некоторые виды рака кожи предпочтительны для мух, поэтому они могут быть использованы для диагностики.

**Когезины (англ. cohesins).** От лат. cohaesi (cohaesum) < cohaereo – *соприкасаться, быть связанным*, где со – *вместе*, haesi – *быть прикрепленным, быть связанным* и греч. protein – *белок*. 1 Общее название белков, отвечающих за адгезию клеток друг с другом или с субстратом.

2. Белки синаптонемного комплекса хромосом, образующие кольца, удерживающие две сестринские хроматиды вместе (белки, отвечающие за связь между сестринскими хроматидами и необходимые для разделения хромосом, претерпевших дупликацию). Хромосомные когезины образуют мультибелковые комплексы, в состав которых входят два белка семейства SMC\* и три дополнительных субъединицы белков Scc1, Scc3 и Pds5. Показано, что диссоциация хроматид, обеспечивающая наступление *анафазы*, связана с расщеплением белка Scc1 под действием сайт специфической протеазы, получившей название *сепараза* (см. **Сепараза, Секурины**).

3. Когезиновый комплекс принимает также участие, наряду с белковым комплексом медиатора, в процессе сближения и удержания вместе участков (петель) ДНК, несущих энхансер и регулируемый им ген, что обеспечивает усиление экспрессии гена (см. **Энхансеры, Медиаторы, Длинные интергенные некодирующие РНК**).

Мутации в некоторых генах комплекса приводят к когезинопатиям (cohesinopathies), известным как синдром Робертса и синдром Корнелии

де Ланге, которые характеризуются отставанием детей в росте, часто деформированными конечностями и проблемами в когнитивной сфере.

\*Structural maintenance of chromosome proteins – белки, поддерживающие структуру хромосом. Когезины представляют собой димеры белков SMC. Их сердцевина представлена гетеродимером SMC1-SMC3 (см. **Белки-SMC**).

**Когезия.** От лат. cohaesi (cohaesum) < cohaereo – *соприкасаться, быть связанным*. 1. Частный случай адгезии, когда соприкасающиеся клетки одинаковые (см. **Адгезия**). 2. Латеральное соединение (прилегание) сестринских хроматид в мейозе (см. **Кроссинговер**).

**Когнатные тРНК.** От лат. со – *вместе, с* и gnata – *дочь*. Разные аминоксил-тРНК, “заряженные” одной и той же аминокислотой. Через них реализуется принцип, называемый “вырожденность генетического кода”.

**Когнаты.** От лат. со – *вместе, с* и gnata – *дочь*. Родные со стороны матери.

**Когнитивные функции.** От лат. cognitio (cognitionis) – *познавание, узнавание, познание, представление*. Высшие психические функции, высшие способности, включающие внимание и его концентрацию, понимание, память (способность восстанавливать в памяти прошлые события), принятие решений, формирование суждений, планирование действий, речь и зрение. Главным центром управления этими высшими функциями в головном мозгу является *префронтальная зона коры больших полушарий* (см. **Префронтальная кора**). Высшие психические функции изучают когнитивные нейронауки.

**Код.** От фр. code < лат. codex – *книга*. Под кодом понимается система абстрактных (условных) обозначений, состоящая из любых дискретных знаков, символов, букв, использующихся для хранения, передачи и обработки информации. В частности, код может быть *цифровым* (от англ. digital – *цифровой*). В генетических текстах код – “словарь” для перевода ДНКовых и РНКовых текстов на язык белковых текстов. В геномах кодирующие знаки (символы) – нуклеотиды, различные комбинации которых образуют кодоны и, соответственно, антикодоны. Биологический код – *триплетный\**, что означает, что кодон состоит из трёх нуклеотидов (см. **Кодон**).

\*От лат. tria, tres – *три, трое* и plex – *кратный* (плектность – *кратность*).

**Код “бриллиантный” (“алмазный” код).** Чисто умозрительная, но остроумная идея, предложенная в 1954 г. физиком Георгием Гамовым (George Gamow, 1904–1968), объясняющая способ перевода четырёхнуклеотидного алфавита ДНК в 20-ти буквенный аминокислотный алфавит белков. Гамов гипотетически предположил, что с каждым витком двойной спирали ДНК в ней образуется пустое пространство в форме кристалла алмаза с нуклеотидами по четырём углам. Благодаря наличию таких пустот ДНК может служить линейной матрицей, вдоль которой выстраиваются аминокислоты в порядке, задаваемом комбинацией

нуклеотидов в каждом витке ДНК. Однако вскоре появились данные, говорящие о том, что ДНК и аминокислоты не могут взаимодействовать друг с другом напрямую. В результате в 1957 г. Фрэнсис Крик высказал предположение о существовании молекул-посредников – *адаптерных РНК\**, осуществляющих в процессе трансляции перевод с четырёхбуквенного языка нуклеотидных последовательностей на двадцатибуквенный язык аминокислотных последовательностей.

\*От англ. adapter < лат. adaptare – *приспосабливать, прилаживать*.

**Код канонический.** От фр. code < лат. codex – *книга*, греч. κανον – *норма, прямая палка*. Код, кодирующий канонические аминокислоты и обладающий *минимальной чувствительностью к ошибкам*. Другими словами для него характерна минимизация цены ошибок путём группирования синонимичных кодонов и кодонов, кодирующих аминокислоты со сходными биохимическими свойствами.

**Кодеин.** От лат. codeinum < греч. kodia – *маковая головка*. Наркотический препарат, получаемый из млечного сока мака. В прошлом широко применялся как болеутоляющее средство, а также как средство против кашля (входил в состав таблеток против кашля).

**Кодирующая область.** Последовательность в гене, соответствующая аминокислотной последовательности в белке.

**Кодирующая цепь.** Цепь ДНК, последовательность нуклеотидов в которой идентична последовательности нуклеотидов в мРНК. Вторая цепь называется *матричной, кодогенной* или *комплементарной*; именно на ней транскрибируется мРНК (с неё копируется).

**Кодоминантность (кодоминирование).** От лат. со (соn) – *вместе, совместно* и dominatio – *господство*. Фенотипическое проявление у гетерозиготы первого поколения (F<sub>1</sub>) признаков, характерных для обоих аллелей гена, которые не являются ни доминантными, ни рецессивными (смешение признаков). Классический пример кодоминирования у человека – генетический контроль групп крови системы АВО. У носителей IV группы уровни, или группы АВ, два кодоминантных аллеля I<sup>A</sup>I<sup>B</sup>, сочетаясь дают новый признак. Синоним – *неполное доминирование*.

**Кодоминантные аллели.** Аллели, проявляющиеся совместно в гетерозиготе.

**Кодон.** От позднелат. codex – *свод законов, книга* (изначально, ствол дерева, бревно\*) и op – *сущее, сущность*. Дискретная единица генетического кода – комбинация из трёх смежных нуклеотидов (триплет), отвечающих одному аминокислотному остатку и выстраивающихся в сплошной ДНК-овый текст без пробелов. Из 64 возможных комбинаций триплетов (4<sup>3</sup>) три кодона являются *терминирующими* (обрывающими) трансляцию, а остальные 61 кодируют 20 аминокислот (см. **Вырожденность кода, Антикодон, Стоп-кодона**). Синоним – *триплет*.

Самая большая трудность в раскодировании генетических текстов – знать, с какой буквы начинается “смысловой текст”. В 1961 г.

американские биохимики, сотрудники НИИ, Маршалл Уоррен Ниренберг (Marshall W. Nirenberg) и Йохан Мэтхай (Маттеи) (Johan Matthaei), изучавшие искусственный биосинтез белка в пробирке (*in vitro*), экспериментально (случайно!) определили первую единицу генетического кода. Синтезировав молекулу РНК только из одного уридинтрифосфата, включающую только одно пиримидиновое основание *урацил* (только одну “букву” U → UUUUU...), и получив полиуридинфосфорную кислоту (полиуридиловую РНК, poly-uRNA), они ввели её в *бесклеточную систему*, представленную суспензией рибосом, полученных из дрожжей, и набора активированных аминокислот (набора аминоацил-тРНК) (Следует отметить, что это был даже не опыт, а контроль к нему!) В результате был получен полипептид, состоящий только из остатков аминокислоты **фенилаланина** (Phe-Phe-Phe-Phe-Phe...). Так было установлено первое слово генетического кода **UUU**, кодирующее включение в белки фенилаланина.

\*Древние латиняне писали на навощённых дощечках. Отсюда, записывать – значит, кодировать, а запись – это код.

**Коинтегра́т.** От лат. *con* – *вместе* и *integer* – *целый* (восстановленный). 1. Структура, возникающая при слиянии двух *репликонов*, один из которых исходно содержит транспозон. В коинтегра́те две копии транспозона расположены у границ соединения репликонов и ориентированы в одном направлении. 2. Молекула плазмидной ДНК, образующаяся при репликации и содержащая несколько копий одной плазмиды. Образование *коинтегра́тов* (мультимеризация плазмид) – основная причина нестабильности мультикопийных плазмид (см. **Мультимеризация плазмид**).

**Коитус.** От лат. *coitus* – *соединение*. 1. В сексологии – половая связь, соитие, совокупление. 2. В ботанике – оплодотворение, опыление. 3. В с. х. науках, коитус – прививка.

**Койлоциты.** От греч. *koilos* – *пустой* и *kytos* – *клетка*. Клетки плоского (чешуйчатого) эпителия, характерные для остроконечной кондиломы и бородавок, вызываемых вирусами папилломы человека (ВПЧ). Вирус индуцирует в них образование характерных цитоплазматических вакуолей. Также койлоциты могут содержать два ядра, окружённых зоной перинуклеарного просветления (см. **Папилломавирусы**).

**КОК.** Аббревиатура понятия “комбинированные оральные контрацептивы” (см. **Контрацептивы**).

**Кокаин.** От исп. *cocaína* < *coca* (язык индейского племени кечуа) – название южноамериканского кустарника с кожистыми листьями. Наркотический алкалоид, содержащийся в листьях кокаинового куста “*Erythroxilon coca*” и других видов *Erythroxilon*. При местном применении оказывает болеутоляющее действие, а при употреблении внутрь – сосудосуживающее и сильно выраженное психотропное действие. Употребление кокаина приводит к наркомании, называемой *кокаинизмом*.

Кокаин, употребляемый беременной женщиной, может вызвать сердечный приступ у плода. В организм будущей матери он может также проникать вместе с семенной жидкостью отца.

**Коканцерогены.** От лат. *co, con* – *вместе*, *carciner* – *рак* и греч. *gēnān* – *порождать*. Вещества, *промоторы* канцерогенеза, способствующие росту опухолей. Сильнейшие коканцерогены – *форболовые эфиры* – содержатся в кротоновом и касторовом маслах, добываемых из сока молоччаевых растений (*Euphorbiaceae*).

**Кокарбоксилаза.** От лат. *co* – *вместе* и *карбоксилаза*. Тиаминпирофосфат – кофактор фермента карбоксилазы.

**Кокки.** От греч. *kokkos* – *зёрнышко* (яйцо). Бактерии сферической (шаровидной) формы.

**Кокон.** От нем. *Kokon* < фр. *soson* – *скорлупа*. 1. Образование из паутиных нитей в виде мешочка, которое плетут вокруг себя личинки некоторых насекомых перед превращением (метаморфозом) в куколку. 2. Оболочка кладок у некоторых видов червей (например, у олигохет). Кокон, заполнен белковым секретом, в который откладываются яйца при несвободном личиночном типе развития. Вылупившиеся из яйца личинки питаются этим секретом, растут и проходят определённые стадии развития. Обитание в коконе требует от личинки наличие адаптивных эмбриональных приспособлений, например, развитой глотки и систем регуляции осмотического давления, которые резорбируются ещё до выхода особи из кокона. 3. Некоторые пиявки и олигохеты образуют коконы, из которых выходят маленькие, но уже сформированные черви.

**Коконверсия.** От лат. *con* – *вместе* и *conversio* – *обращение* (переворот). Одновременная коррекция двух сайтов в процессе конверсии гена (см. **Конверсия генов**).

**Кокса.** От лат. *coxae* (*соха*) – *бедро*. 1. Основной членик педипальпы. У большинства хелицерных обладает жевательным челюстным отростком, участвующим в перетирании пищи (см. **Педипальпы**). 2. В энтомологии также *тазик*. 3. В анатомии – *тазобедренный сустав*.

**Коксаки вирусы.** От названия посёлка в штате Нью-Йорк, где впервые были обнаружены эти вирусы из группы энтеровирусов. Способны вызывать заболевание зева – *герпангину*, а также *плевродинию\** (борнхольмскую болезнь). Обнаружено более 30-ти серотипов вирусов Коксаки. Недавно было обнаружено, что 6 вирусов Коксаки В, могут размножаться в тканях поджелудочной железы и запускать аутоиммунную реакцию, приводящую к гибели клетки, продуцирующие инсулин, и, следовательно, могут быть причиной диабета I-типа (см. **Диабет**).

\*От греч. *pleura* – *ребро, бок* и *odyne* – *боль*. Лихорадочное заболевание с болями в грудной клетке или брюшной полости.

**Коксит.** От лат. *coxae* (*соха*) – *бедро* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление тазобедренного сустава (чаще туберкулёзное).

**Коксальные железы.** От лат. *soxae* (соха) – *бедро*. Выделительные органы у некоторых членистоногих\*. Представляют собой изменённые *целомодукты* (см. **Целомодукты**).

\*У разных групп членистоногих выделительные органы представлены по-разному организованными морфологическими образованиями: коксальными железами, мальпигиевыми сосудами, перикардиальными клетками, нефроцитами, жировыми телами.

**Кокциды.** От лат. *coccinus* – *ярко-красный* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Насекомые очень малого размера из семейства полужёсткокрылых (червецы, щитовки). Многие кокциды выделяют различные экскреты (“медвяную росу”, воскообразные соединения, красители). К кокцидам относится *кошениль* – червец, обитающий на кактусах в Центральной Америке, из которого добывается краска под названием *кармин*\* (кошениль) (используется, в частности, как гисто- и цитологический краситель).

\*От ит. *carminio* < араб. *germasi* – *ярко-красный*.

**Коленья.** От лат. *colens* – *различные группы населения*. У растений, живущих в местах постоянного переувлажнения, например, у кипариса болотного (“таксодиум”) и чёрного (“нисса”) – побеги, идущие вертикально от корней. Поднимаясь над поверхностью воды, они снабжают затопленные части растения воздухом.

**Колеоптиле (колеоптиль).** От греч. *koleos* – *ножны* и *ptilon* – *перо*. Первый после семядоли зародышевый лист злаков, не имеющий листовой пластинки, и представленный в виде плёнчатого колпачка, “пробивающего” почву и защищающего почечку. На поверхности раскрывается и пропускает растущее “пёрышко” – первый и последующие зелёные листья.

**Колеориза.** От греч. *koleos* – *ножны* и *rhiza* – *корень*. Чехол (особая сумка) на первичном корешке у злаков. При прорастании семени зачаточный корешок разрывает колеоризу и выходит наружу. Из него в дальнейшем формируется главный корень.

**Коллинеарность.** От лат. *con* – *вместе* и *linea* – *линия*. Линейное соответствие между последовательностью кодонов в ДНК гена и последовательностью кодируемых им аминокислотных остатков в полипептиде. Принцип коллинеарности открыл возможности для исследования влияния мутаций на аминокислотные замены (на первичную структуру белков).

**Коллины.** От лат. *colina* (*culina*) – *кухня, еда*. Летучие соединения, выделяемые во внешнюю среду высшими растениями, и специфически действующие на другие растения (аллелопатический вид взаимодействия растений) (см. **Аллелопатия**).

**Коллипаза.** От лат. *co* – *вместе*, греч. *lipos* – *жир* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Кофактор липазы (триацилглицерин-липазы), содержащейся в секрете поджелудочной

железы. Для эффективного действия липазы необходимы также соли желчных кислот (см. **Липаза**).

**Колит.** От греч. *kolon* – *толстая кишка* (*koilia* – *живот*) и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление (инфламация) толстого отдела кишечника. Например, амёбный колит, коллагеновый колит, геморрагический колит, гранулематозный колит, слизистый колит и неспецифический язвенный колит – хроническое заболевание с неясной этиологией (идиопатический колит). Характеризуется возникновением язв в толстой и прямой кишке, кровотечениями с развитием анемии, гипопроteinемии и электролитного дисбаланса. Может быть причиной перфораций кишечной стенки и развития карциномы ободочной кишки. Установлено, что паразитический червь *власоглав*, “выключая” иммунную систему хозяина, приводит к излечению от неспецифического язвенного колита.

**Колицины.** От лат. *caedere* – *убивать* и греч. *protein* – *белок*. Бактериоцины, образуемые энтеробактериями *E. coli*, откуда и возникло их название. Представляют собой белки, обладающие *антибиотической* активностью с узким спектром действия (могут подавлять в бактериях различные клеточные процессы)\*. Синтез колицинов детерминируется колициногенными плазмидами (см. **Колициногенные плазмиды**). Известно несколько десятков колицинов. Некоторые колициногенные факторы обладают свойствами полового фактора (так называемые *конъюгативные плазмиды\*\**), так как способны передаваться от клеток одного штамма к клеткам другого штамма при совместном культивировании.

\*Колициногения как явление была открыта в 1925 г.

\*\*Некоторые конъюгативные плазмиды ответственны за хромосомный перенос.

**Колициногенные плазмиды.** Малые мультикопийные плазмиды, детерминирующие в клетках энтеробактерий синтез *колицинов*. Для названия колициногенных плазмид используют символ Col, к которому добавляют название детерминируемых ими колицинов (Col A, Col B и т. д.). Первым мультикопийным вектором была плазида ColE1, детерминирующая синтез колицина E1. Плазида содержит ген *cea*, кодирующий белок E1, и ген *imm* (от слова “иммунитет”), определяющий устойчивость клетки-хозяина к собственному колицину. На основе плазмиды ColE1 было сконструировано большое количество различных векторов.

**Коллагенозы.** От греч. *kolla* – *клей*, *genan* – *порождать* (*коллаген*) и греч. *posos* – *болезнь*. Наследственные болезни, обусловленные аномалиями коллагена. Наиболее изученные коллагенозы – несовершенный остеогенез, синдром Марфана, синдром Менке\* и синдром Элерса-Данлоса (см. соответствующие статьи).

\*Синоним – синдром курчавых волос.

**Коллагены.** От греч. *kolla* – *клей* и *gēnān* – *порождать*. Буквально, “порождающие клей”. Наиболее распространённое семейство фибриллярных белков\*, составляющих основу коллагеновых волокон, богатых глицином и пролином, и секретируемых фибробластами и другими соединительнотканными клетками (остеобластами и хондробластами). Коллагены – основные белковые компоненты соединительной ткани и межклеточного матрикса. Для коллагенов характерна стержневая структура, образованная тремя взаимно скрученными (*coiled-coil*) в правостороннюю суперспираль полипептидными цепями (называемыми  $\alpha$ -цепи), что придаёт особую стабильность таким фибриллярным структурам. Коллагены имеют около 30-ти изоформ, в зависимости от которых формируются фибриллы или сети, содержащими последовательности –Gly-X-Y, где в положении X чаще всего находится пролин, а в положении Y – 4-гидроксипролин. Коллагены I, II и III типов образуют фибриллы внеклеточного матрикса (ФВКМ) кожи, костей, сухожилий и хряща. Коллаген IV типа входит в состав базальной мембраны.

\*Коллаген – самый распространённый белок в живых организмах (у высших позвоночных животных коллаген составляет около 1/3 от общего количества всех белков). При длительной варке нерастворимый в воде коллаген костей и хрящей превращается в растворимый желатин (денатурированный коллаген), образующий коллоидный раствор, застывающий при охлаждении в *студень* или *холодец* (в физической химии такое состояние называют *гель*). При нагревании *гель* переходит в жидкое состояние – *золь*.

В 2017 г. было показано, что коллаген может сохраняться на протяжении десятков миллионов лет в костных окаменелостях. Учёные из Университета штата Северная Каролина выделили пептидные коллагеновые цепочки из останков гадрозавра *Brachylophosaurus canadensis* (относится к утконосым динозаврам), жившего 80 млн лет назад на территории штата Монтана. Сравнительный анализ аминокислотных остатков в пептидных цепочках показал, что коллаген гадрозавра родственен коллагену современных крокодилообразных и птиц.

**Коллапс.** От лат. *collapsus* – *падение*. Резкое падение кровяного давления в результате сердечно-сосудистой недостаточности. Его можно наблюдать при самых различных обстоятельствах: при временной потере сознания, при острой асистолии, вызванной различными причинами, а также в терминальной стадии нормоволемического шока. Церебральная аноксия при коллапсе приводит к потере сознания. Коллапс является симптомом с разнообразной этиологией и патогенезом; он требует патогенетических, а не симптоматических методов лечения (см. **Шок**).

**Коллапс пчелиных семей.** От англ. *colony collapse disorder* – CCD. Резкое снижение количества особей в пчелиной семье ниже критических значений, не позволяющих таким семьям выжить.

**Коллапсный воздух.** От лат. *collapsus* – падение. Воздух, вышедший из лёгких трупа в результате двустороннего *пневмоторакса* (см. **Пневмоторакс**). При этом происходит почти полное спадание лёгочной ткани.

**Коллатерали.** От лат. *collateralis* – *побочный, боковой, обходной*, где приставка *col\** – *с, вместе с кем-либо* и *lateralis* – *боковой*. 1. Боковые дополнительные сосуды, снабжающие орган кровью окольными путями. При различных патологических процессах в некоторых органах могут образовываться новые коллатерали. В результате развития коллатералей обеспечивается компенсация возникшей ишемии органа. Синоним – *коллатеральное кровоснабжение*. 2. Ответвления аксонов также называются коллатералиями или *параксонами*.

\*Наравне используются приставки *con* и *cum* (вместе).

**Колленхима.** От греч. *kolla* – *клей* и *enchyma* – *наполняющее, налитое*. Механическая опорная растительная ткань, лежащая под эпидермисом молодых, растущих стеблей и листовых корешков. Образуется только живыми клетками, вытянутыми вдоль оси органа. Наряду со склеренхимой формирует внутри тела растения своеобразный арматурный каркас.

**Колленциты.** От греч. *kolla* – *клей* и *kytos* – *клетка*. Один их типов соматических клеток у губок.

**Коллоиды.** От греч. *kolla* – *клей* и *eidos* – *сходство*. Двухфазная система, в которой частицы одной фазы распределены в другой. В коллоидных растворах различают дисперсную фазу (совокупность раздробленных частиц) и дисперсионную среду (среду, в которой эти частицы находятся). Коллоиды образуются из веществ, которые не кристаллизуются и не проходят сквозь биологические мембраны, а также сквозь пергаментную бумагу.

**Коллофора.** От лат. *collum* – *горлышко бутылки* и греч. *phoresis* – *перенесение*. Зачаток вентральной трубки (зачаток средней кишки), возникающий в процессе эмбриогенеза у ногохвосток (*Isotoma*).

**Колобома.** От греч. *kolobum* – *туника с короткими рукавами*. Редкий врождённый порок – боковая щель лица, идущая от середины нижнего века к углу рта, а также дефект оболочки глаза и век.

**Колонизационная резистентность.** Защитный механизм организма-хозяина, обусловленный нормальной симбиотической микрофлорой. Другими словами, состояние организма, при котором представители нормальной микрофлоры\* занимают привычные зоны на коже и слизистых оболочках, тем самым, препятствуя *прикреплению* к ним патогенных микроорганизмов\*\*. Широкое применение антибиотиков и современных средств гигиены, содержащих бактерицидные вещества, нарушает *статус кво* и открывает дорогу патогенным микроорганизмам (см. **Микробиом**).

\*Обычно представители нормальной микрофлоры относятся к *маловирулентным* микроорганизмам.

\*\*Нормальная микрофлора кишечника играет важную роль в развитии экстракишечных заболеваний, например, *колибактерии* являются частой причиной инфекций мочевыводящих путей, а *Enterococcus faecalis* – не только возбудитель инфекций мочевыводящих путей, но и эндокардита.

**Колониеобразующие единицы (КОЕ).** Обычно термин используется для обозначения кроветворных клеток, способных к образованию отдельно лежащих колоний при культивировании *in vitro* или в органах организма-реципиента.

**Колониестимулирующие факторы (CSF).** Факторы роста гликопротеидной природы из группы *цитокинов* (см. **Интерлейкины, Цитокины**). Участвуют в реакциях клеточного иммунитета и кроветворения. Так, например, CSF-1 стимулирует дифференцировку макрофагов, а CSF действует на предшественники макрофагов и гранулоцитов.

**Колония.** От лат. *colonia* – *поселение*. В клеточной биологии *колония* – растущая на поверхности твёрдой среды (например, агара) группа клеток, происходящих от одной общей клетки-предшественника.

**Колонны.** От итал. *colonna* < лат. *columna* – *столб*. Отдельные подразделения (части) крупных муравьиных семей, имеющие постоянный состав особей, свои кормовые участки и способные к самостоятельному существованию. Некоторые виды муравьёв образуют колонны, состоящие из нескольких семей, поддерживающих обмен особями и пищей, и осуществляющих совместную охрану территории.

**Колоректальный (колоректальный) рак.** От греч. *kolon* – *ободочная кишка* и лат. *rectus* – *прямой* (*colorectal* – *относящийся к ободочной и прямой кишке*). Рак толстого отдела кишечника, включая ободочную и прямую кишку. Третий (второй?) по распространённости и смертности рак у обоих полов человека. Предполагают, что процесс развития опухоли начинается с потери активности гена-супрессора *APC* (ген *аденоматозного полипоза ободочной кишки*)\*, приводящей к появлению аберрантных скрытых очагов (криптоочагов) трансформации. В этих очагах идёт селекция клеток со снижением степени метилирования их ДНК, в результате чего возникает ранняя аденома. На следующем этапе происходит активация гена семейства *ras* – *Ki-ras* и возникновение промежуточной аденомы, в клетках которой происходит потеря активности гена *SMAD4*, приводящая к возникновению поздней аденомы. Наконец, происходит мутация в гене-супрессоре *p53* и возникновение злокачественной карциномы (см. **Аденоматозный семейный полипоз, Крипты**).

\*В большинстве случаев колоректального рака обнаруживается иницирующая опухолевый процесс мутация в гене-супрессоре *APC*, а также мутация в гене *TP53*, представляющем собой ген-опухолевый супрессор (обычно обозначают как ген *p53*), мутации в котором влияют на развитие опухоли.

**Колоноциты.** От греч. kolon – *ободочная кишка* и kytos – *клетка*. Эпителиальные клетки толстого отдела кишечника. Энергетические потребности колоноцитов на 70 % обеспечиваются летучими карбоновыми (жирными) кислотами (ЛЖК)\*, продуктами анаэробного гликолиза, такими как уксусная, пропионовая, масляная и валериановая, продуцируемыми анаэробной микрофлорой кишечника. Отсутствие ЛЖК приводит к развитию воспалительных заболеваний толстого отдела кишечника, например, язвенного колита.

\*Следует отметить, что *жирными кислотами* называются только те карбоновые кислоты, которые содержат в цепи более четырёх атомов углерода!

**Колостра (колострум).** От лат. colostrum – *молозиво* (первичный секрет грудных желёз – первичное молоко). Образуется в последние дни беременности и в первые дни после родов; наиболее богато белками (альбуминами и глобулинами, в том числе иммуноглобулинами, обеспечивающими пассивный иммунитет у новорождённых), жирами, минеральными веществами и витаминами, но меньше, чем молоко, содержит сахаров.

**Колцемид.** Алкалоид, нарушающий структуру и организацию системы микротрубочек клетки. Колцемид получают из “безвременника осеннего” (“осеннего колхидца”) – многолетнего травянистого растения, принадлежащего к порядку лилейных. *Колцемид* может действовать как синергист эпидермального фактора роста (ЭФР, EGF) (см. **Колхицин**).

**Колхицин\*.** Алкалоид, получаемый из “безвременника осеннего” (*Colchicum autumnale* – осенний колхидец)\*\* – откуда и произошло название. Колхицин относится к митотическим ядам, поскольку специфически связывается в эквимолярном соотношении с димерами тубулина и препятствует их полимеризации, тем самым, разрушая микротрубочки веретена деления и микротрубочки цитоскелета. Возникающая деполимеризация микротрубочек вызывает сжатие клеток. В результате колхицин приводит к *статмокинезу* – подавлению процесса нормального ядерного деления. Таким же действием на клетку обладают и некоторые другие вторичные вещества (вторичные метаболиты) растений, такие как *колцемид*, *нокодозол* и *подофиллотоксин* (см. **Колцемид**, **Винбластин**). Напротив, стабилизирующим действием на микротрубочки обладает *таксол* (см. **Таксол**).

\*Колхицин впервые был обнаружен и изучен в 1931 г. английским биохимиком Людфордом.

\*\*Колхицин получают также из шафрана (крокуса).

**Кольпит.** От греч. kolpos – *влагалище, утроба* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление влагалища.

**Кольца Бальбиани\*.** Так называют активные в естественных условиях структуры политенных хромосом, представленных в виде двух самых крупных пуфов у двукрылых\*\*. Другими словами – сильно пуфированные участки политенных хромосом. Эти базофильные участки,

обозначаемые КБ1 и КБ2, содержат транскрибирующиеся гены, кодирующие образование секреторных белков слюнных желёз (см. **Пуфирование, Пуфы (пуффы)**).

\*Названы в честь итальянского цитолога и гистолога, Е. Бальбиани (Balbiani), обнаружившего в 1881 г. гигантские хромосомы в слюнных железах личинок мотыля (хирономуса, *Chironomus*).

\*\*У личинок мотылей *Chironomus dorsalis* пуфы расположены на 4 хромосоме (см. **Хирономиды**).

**Кольцевые хромосомы.** Хромосомы, замкнутые концами в кольцо. Возникают при потере теломерных участков хромосом (например, в результате действия радиации) (см. **Теломеры**).

**Кома.** От греч. *komē* – *волосы*. Семенные волосяные придатки у некоторых растений. Название дано по аналогии с газопылевой оболочкой ядра у кометы, называемой *кома*.

**Кома.** От греч. *kōma* – *глубокий сон, спячка* (англ. *deep sleep*). Тяжёлое бессознательное состояние человека, характеризующееся сильным угнетением ЦНС и требующее немедленной медицинской помощи. При коме исчезает цикл “бодрствование – сон”, наблюдается расстройство всех органов чувств, нарушение кровоснабжения мозга, нарушение дыхания, процессов обмена веществ. С физиологической точки зрения кома – это прерывание активации коры головного мозга со стороны ствола мозга. Кора головного мозга так устроена, что для её активности необходимы постоянные раздражители. Различают следующие виды ком: печёночную (развивающуюся на фоне прогрессирующего цирроза, гепатита, отравлений), диабетическую, или кому Куссмауля\* (возникающую вследствие выраженного кетоацидоза), метаболическую (возникающую вследствие нарушения механизмов передачи энергии), травматическую (травмы головного мозга). Кома может длиться более двух недель, и если пациент не приходит в сознание, кома переходит в вегетативное состояние, при котором, если и есть реакции ЦНС пациента, то они чисто рефлекторные, или наблюдается состояние минимального сознания. Часто такая кома заканчивается смертью мозга.

\*Куссмауль А. (1822–1902) – немецкий врач, впервые описавший диабетическую и печёночную комы.

**Комбинативная изменчивость.** Новое сочетание признаков, возникающее у потомков в результате скрещивания. Возможное число генотипов при полигибридном скрещивании, равно  $3^n$ , где  $n$  – число пар гетерозиготных генов. Так, например, при дигибридном скрещивании дигетерозигот ( $AaBb \times AaBb$ ) число генотипов потомков равно  $3^2 = 9$ . Новое сочетание признаков также имеют кроссоверные особи (см. **Кроссинговер**).

**Комедон.** От лат. *comedo* (*com-edo*) – *съесть, промотать* (англ. *to eat up* – *пожирать, поглощать*). Расширенный мешочек волосяного фолликула, заполненный кожным салом, кератином,

чешуйками отмерших клеток. Комедоны первичны при юношеских угрях. Синоним – *чёрный угорь*.

**Комиссура.** От лат. *comissura* – *соединяю* < *committo* – *поручать, предоставлять, верить*. Соединение, спайка, место сочленения (англ. *seam* – *шов, спайка, рубец*). 1. Пучок нервных волокон, соединяющий противоположные половины головного мозга (*corpus callosum* – *мозолистое тело*) (см. **Мозолистое тело**). В соединении правой и левой половин головного мозга участвуют также и другие *аксонные мосты*, такие как большой пучок нервных волокон – *передняя комиссура* и *комиссура гиппокампа* (см. **Комиссуральные пути**). 2. Угол глаза или губ.

**Комиссуральные пути.** Нервные волокна, соединяющие правое и левое полушария головного мозга, входящие в состав *corpus callosum* – “мозолистого тела”. Иногда с целью предупреждения эпилептических припадков проводят частичную перерезку комиссуральных волокон (операция “расщепления мозга”) (см. **Мозолистое тело, Комиссура**).

**Комменсал.** От лат. *cum* (*com*) – *вместе* и *mensa* – *стол*, отсюда *commensalis* – *сотрапезник*. Организм, питающийся за счёт другого организма без причинения прямого вреда последнему. Обычно комменсалами считают тех животных, которые поселяются в жилищах других видов, мирящихся с их присутствием. Комменсалы, как правило, не связаны с определённым видом (см. **Фолеобисты, Фолеоксены, Фолеофилы**).

**Комменсализм.** От лат. *cum* (*com*) – *вместе* и *mensa* – *стол*. 1. Форма взаимоотношений между животными, полезных для одной стороны и безразличных для другой. Обычно комменсализм проявляется в виде сотрапезничества. Классическим примером являются взаимоотношения между акулой и рыбой-прилипалой (*Echeneis*). Эта рыбка прикрепляется к акулам и путешествует вместе с ними, питаясь остатками их пищи. Другой пример – актиния (*Adamsia palliata*) и рак-отшельник (*Eupagurus prideauxi*). 2. В микробиологии под комменсализмом понимают случаи *минимальной кооперации* между двумя партнёрами. Примером такого взаимодействия может быть обитание в одном месте аэроба и анаэроба. Аэроб, потребляя кислород, создаёт условия для анаэроба, не получая взамен ничего.

**Коммискуум.** От лат. *com* – *совместно* и *miscui* – *смешивать, сливать, объединять*. Совокупность организмов, способных скрещиваться друг с другом.

**Коммитирование.** От лат. *committo* (*commissum*) – *поручать, предоставлять, верить* (англ. *commitment* – *готовность к атаке*). 1. Приобретение стволовыми клетками морфологических и функциональных свойств дифференцированных клеток (ограничение возможных направлений их развития). 2. Изменения в покоящихся клетках, стимулированных к пролиферации митогеном, протекающие до наступления так называемого “пункта ограничения” (“restriction point”,

или пункта Парди), пройдя который клетка становится способной приступать к синтезу ДНК. Другими словами, клетка становится необратимо *коммитированной* в митотический цикл. Такие клетки после удаления сыворотки или факторов роста всё равно вступают в S-период.

**Коморбидность.** От лат. *co* (*com*) – *совместно* и *morbidus* – *больной* (*morbus* – *болезнь, недуг*). Одновременное наличие различных заболеваний одного и того же органа, их патогенетическая внутренняя взаимосвязь. Другими словами, параллельно протекающие недуги, дополнительно развивающиеся на фоне какого-либо заболевания.

**Компартментация.** От англ. *compartment* – *отделение, купе*. Пространственное разделение в клетке (ткани) процессов или веществ.

**Компартменты.** От англ. *compartment* – *отделение, купе*. В буквальном смысле, отделы или отсеки. Реакционные пространства, образованные системой внутриклеточных мембран, обеспечивающих разделение биохимических процессов и внутриклеточный транспорт в эукариотических клетках.

**Компатитивный.** От англ. *compatibility* – *совместимость* и лат. *additio* – *прибавление*. Компатитивное действие – действие, подавляющее рецептор. Например, при одновременном приёме адреномиметика *добутамин* (стимулирует  $\beta_1$ -адренорецепторы миокарда) и  $\beta$ -блокаторов действие добутамин может быть ослаблено.

**Компенсация дозы генов.** От лат. *compensio* – *возмещаю, уравниваю*. Инактивация в раннем эмбриогенезе одной X-хромосомы в каждой клетке плода женского пола. Это выключение одной из X-хромосом является случайным процессом и управляется так называемым *X-инактивационным центром*. Процесс инактивации обеспечивается включением некодирующего (РНКового) гена *Xist*, который детерминирует синтез активной РНК, опутывающей как кокон “отбракованную” хромосому. Далее запускается цепная реакция модификаций выключаемой хромосомы – множественное метилирование цитозинов, деацетилирование гистонов\* и суперконденсация хроматина. Такая погружённая в сон неактивная хромосома и передаётся при репликации всем дочерним клеткам плода. Вторая X-хромосома защищается от этого воздействия, синтезируя антисмысловую РНК (*Tsix-РНК*), выступающую в роли контрагента против РНК *Xist* (*xist/tsix*). Отсюда следует, что женщины в случае разной аллельности сцеплённых с полом отцовских и материнских генов являются генетическими мозаиками (т. е. женщины имеют фенотипически различные популяции клеток). Синонимы – *X-инактивация, инактивация X-хромосомы, лайонизация* (см. **Лайонизация, X-инактивация, Тельце Барра**).

\*Показано, что если “хвосты”, свешивающиеся с гистоновых шпудлек обильно ацетилированы, то такие участки хроматина более диспергированы и более активны транскрипционно. Напротив, высококонденсированный хроматин содержит меньше ацетильных групп, и гистоны обогащены метильными группами. “Хвосты” гистонов содержат

и другие модифицирующие группы, такие как фосфаты, полипептид *убиквитин*, и всё это может присутствовать в разных комбинациях и с разной локализацией, что и формирует гистоновый код эпигенетического уровня наследования, от которого зависит явление *импринтинга* (см. **Эпигенез, Импринтинг генов (половой)**).

**Компенсирющие параллельные мутации.** Мутации, при которых два изменения, губительные по отдельности, нейтрализуют друг друга и даже могут приносить определённую пользу носителю.

**Компетенция (компетентность).** От лат. *competentia* – *согласованность частей, соразмерность* < *competo* – *добиваюсь, подхожу, соответствую*. 1. Физиологическое состояние *регенерационной бластемы* (см. **Бластема регенерационная**). 2. В эмбриологии, способность ткани отвечать на *индукционное раздражение* в процессе эмбрионального развития. Компетенция проявляется только в определённый чувствительный период эмбриогенеза (см. **Эмбриональная индукция**). 3. В клеточной биологии термин используется для описания метаболических особенностей клеток, стимулированных факторами роста, которые условно подразделяются на факторы *компетенции* и факторы *прогрессии* (см. **Пререпликативный период**). 4. В микробиологии, физиологическое состояние бактерий, определяющее их способность воспринимать трансформирующую ДНК. 5. В иммунологии термин используется для общего названия специализированных иммунных клеток (иммунокомпетентных клеток – клеток, способных выполнять те или иные специализированные функции).

**Комплекс SAM.** Аббревиатура от англ. *sorting and assembly machinery of the outer membrane complex* – *сортировочно-сборочный комплекс наружной мембраны митохондрий*. Участвует в сборке и интеграции белков в наружной мембране, обладающих сложной топологией (белки, пронизывающие мембрану  $\beta$ - структурами), при этом комплекс SAM использует также так называемые “*маленькие Тимы*”\*.

\*Небольшие белки, находящиеся в межмембранном пространстве митохондрии, способствующие транспорту во внутреннюю мембрану белков из комплекса ТОМ.

**Комплекс ТИС.** Аббревиатура от англ. *translocon inner chloroplasts* – *перемещающий через внутреннюю мембрану хлоропластов*. Мультибелковый комплекс, осуществляющий транслокацию (перенос) белков через внутреннюю мембрану хлоропластов.

**Комплекс ТИМ.** Аббревиатура от англ. *translocon inner membrane (mitochondrions)* – *перемещающий через внутреннюю мембрану митохондрий*. Транспортная мультиферментная система митохондрий, локализованная на внутренней мембране и отвечающая за перенос белков из межмембранного пространства внутрь митохондрии. В определённых местах между мембранами комплекс ТИМ находится в физическом контакте с комплексом ТОМ, что обеспечивает проход белка через

две мембраны сразу без выхода в межмембранное пространство (см. **Комплекс ТОМ**).

**Комплекс ТОС.** Аббревиатура от англ. translocon outer chloroplasts – *перемещающий через наружную мембрану хлоропластов*. Мультибелковый комплекс, осуществляющий транслокацию (перенос) белков через наружную мембрану хлоропластов.

**Комплекс ТОМ.** Аббревиатура от англ. translocon outer membrane (mitochondrions) – *перемещающий через наружную мембрану митохондрий*. Транспортно-рецепторная система, расположенная в наружной мембране митохондрий, отвечающая за перенос (импорт) белков, имеющих специальные сигнальные последовательности, из цитозоля в пространство между двумя митохондриальными мембранами. В определённых местах между мембранами комплекс ТОМ находится в физическом контакте с комплексом ТИМ (см. **Комплекс ТИМ**).

**Комплемент.** От англ. complement – *дополнение, комплект* < лат. complementum – *дополняющее средство*. Часть иммунной системы, входящая в состав *гуморальных механизмов защиты*, ответственная за *неспецифическую* защиту организма от бактериальных патогенов. Многие биологические эффекты, сопровождающие реакции *антиген-антитело* (особенно в присутствии бактериальных агентов), обусловлены участием особой группы *факторов (компонентов)* системы *комплемента*, состоящей из 20 плазменных белковых комплексов. Белки системы комплемента присутствуют в крови в виде неактивных проферментов (зимогенов), последовательно активирующих друг друга. Существуют *классический* и *альтернативный* пути активации комплемента. Девять компонентов с С1 по С9\* составляют “*классический путь*”. Он начинается с реакции связывания компонента С1\*\* с несколькими молекулами IgG или одной молекулой IgM на поверхности микроорганизма и приводит к расщеплению компонента С3 *конвертазой С3* (см. **Конвертаза**). *Альтернативный* путь, образованный компонентами В и D, начинается со связывания компонента В с бактериальными липополисахаридами и также приводит к расщеплению компонента С3 *конвертазой С3/С5* (С3 также называют плазменным белком *пропердином*) (см. **Пропердин**). В свою очередь, продукты активации факторов системы *комплемента* (мелкие и крупные пептиды; первые обозначают буквой “*a*”, вторые – “*b*”) активируют клетки организма, участвующие в воспалительных реакциях, вызывают иммунную адгезию (агрегацию чужеродных клеток) и *опсонизацию*. Комплемент активируют IgM, IgG-1 и IgG-3. Такие эффекты антител, как бактериолитический, гемолитический, виrolитический и цитотоксический, полностью зависят от комплемента (см. также **Антифагоцитарные компоненты, Белки острой фазы, Мембраноатакующий комплекс**). Синоним – *алексин*.

\*Где “С” от англ. complement.

\*\*С1 – сложный молекулярный комплекс, состоящий из трёх различных компонентов: 1. Гексамера C1q, связывающегося своими

мономерами с Fc-фрагментами антител в комплексах антиген/антитело на поверхности микроорганизма. 2. Сериновой протеиназы C1r, активирующейся при связывании C1 с антителами (C1r – первый фермент амплифицирующего протеолитического каскада активации системы комплемента). 3. C1s – дополнительного белкового компонента.

**Комплементарность.** От лат. *complementum* – *дополнение, довершение (средство пополнения)* < *compleo (completum)* – *наполнять, комплектовать*. Буквально, *взаимодополняемость*. В общем смысле, точное взаимное соответствие молекулярных поверхностей различных молекул, между которыми образуются нековалентные связи. Применительно к нуклеиновым кислотам, например, ДНК – свойство двойной спирали ДНК, согласно которому азотистые основания двух цепей ДНК обращены внутрь спирали таким образом, что против аденина (А) всегда стоит тимин (Т) и наоборот, а против гуанина (Г) – цитозин (Ц) и наоборот (согласно правилу спаривания оснований). При этом взаимодействие оснований друг с другом осуществляется через водородные связи (пара А-Т удерживается двумя, а пара Ц-Г – тремя связями). В результате цепи в молекуле ДНК называются комплементарными.

**Комплементация.** От лат. *complementum* – *дополнение*. Взаимная дополняемость генов. Способность неаллельных генов, находящихся в *транс*-сочетаниях, обуславливать появление дикого фенотипа (см. **Транс-конфигурация**). Другими словами *комплементация* – это такое взаимодействие неаллельных генов, при котором два или более гена вызывают развитие признака. Например, синтез интерферона у человека зависит от двух генов, расположенных в разных хромосомах. Синонимы – *комплементарность генов, комплементация межаллельная*.

**Комплементарная цепь.** От лат. *complementum* – *дополнение*. Цепь ДНК, играющая роль матрицы для синтеза ДНК или РНК.

**Комплементация отрицательная.** От лат. *complementum* – *дополнение*. Подавление активности субъединицы дикого типа в мультимерном белке мутантной субъединицей в результате межаллельной комплементации.

**Компульсивность.** От лат. *compulsus* < *con-pella* – *совершать вместе* (англ. *to drive together*). Неконтролируемые мысли и желания, побуждения к действию, повторяющиеся часто и навязчиво, как подсознательный способ избежать всего того, что вызывает тревогу и страх. Компульсивное поведение обычно возникает при сильном стрессе, а также может быть вызвано отравлением, например, свинцом.

**Конария.** От греч. *conarion* (лат. *conarium*) – *небольшой конус* (англ. a small cone). 1. Личиночная стадия развития у парусника (велеллы, *Verella*) (медуза из отряда книдарий подкласса гидроидных полипов хондрофор). 2. Синоним *эпифиза* или *шишковидного тела, шишковидной железы (corpus pineale, pineal gland)* (см. **Эпифиз**).

**Конвалесценция.** От англ. convalescence < лат. convalescens – *выздоровление*. Период между окончанием заболевания и полным выздоровлением. Синоним – *реконвалесценция*.

**Конвенционал.** От англ. conventional – *обусловленный, стандартный*. Например, *конвенциональные* мышцы – лабораторные мышцы, содержащиеся в стандартных условиях.

**Конвергентный митоз.** От лат. convergens – *сходящийся*. Митоз, характеризующийся астральным типом веретена, при котором полюсы занимают небольшую зону со сходящимися к ней микротрубочками. Обычно полюсы формируются centrosомами, содержащими центриоли (см. **Дивергентный митоз**).

**Конвергенция.** От лат. con (cum) – *вместе* и vergere – *склоняться*. Схождение признаков (биологических структур и функций) у неродственных видов в результате приспособления к сходным условиям среды, или в результате процессов *редактирования* РНК, приводящих к внезапному “возвращению” утраченных в эволюционном прошлом белков (см. **Редактирование РНК**).

**Конверсия генов.** От лат. conversio – *обращение* (переворот). Процесс обмена генетической информацией, похожий на гомологичную рекомбинацию. Формально этим термином обозначают односторонний перенос генетической информации от донорской последовательности к реципиентной. Другими словами, конверсия генов – изменение одной из цепей гетеродуплексной ДНК, приводящее к комплементарности с другой цепью в тех положениях, где есть не спаренные основания. У организмов, обладающих половым процессом, конверсия генов может значительно уменьшать число мутаций в геноме за счёт процесса рекомбинации между аллелями гена. Синоним – *генная конверсия*.

**Конвертаза (конвертаза C3/C5).** От лат. converto – *изменяю* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Сериновая протеиназа (например, конвертаза C3) – ранний компонент системы комплемента, создающая *амплифицирующий* ферментативный каскад реакций за счёт протеолиза компонента C3 системы *комплемента* на два фрагмента, обладающих различными функциями. Меньший фрагмент C3a принимает участие в развитии воспалительного процесса и индуцирует миграцию (хемотаксис) лейкоцитов в очаг инфекции. Большой фрагмент C3b за счёт реакционноспособной *тиолсложноэфирной группы* ковалентно связывается с поверхностью бактериальной клетки (процесс *опсонизации* патогена) и приводит к формированию *мембраноатакующего комплекса* (см. **Мембраноатакующий комплекс**).

**Конвертин.** От лат. converto – *изменяю* и греч. protein – *белок*. Фактор свёртывания крови, образующийся из глобулина плазмы крови – *проконвертина*, или фактора VII.

**Конвульсии.** От лат. convulsio – *сотрясение* < convellere – *потрясать, колотить*. Сильные судороги. Непроизвольные, судорожные сокращения и подёргивания скелетных мышц. Конвульсии и тетания,

возникают при удалении (*паратиреоидэктомии*) паращитовидных желёз (см. **Спазм, Тетания, Клонические судороги, Паратгормон**).

**Конглотинация.** От лат. *con* – *вместе* и *agglutinatio* – *склеивание*. Буквально, склеивание друг с другом, например, склеивание бактерий, попавших в кровь, под воздействием С-реактивного белка плазмы крови (см. **С-реактивный белок**).

**Конгрегация (конгрегация хромосом).** От лат. *congregatio* – *соединение, накопление, нагромождение*. Собрание всех хромосом в плоскости экватора веретена деления, происходящее в результате их прометафазной *конгрессии*. Синоним – *метафазная пластинка*.

**Конгрессия\***. От англ. *congression* < лат. *congressio* – *встреча, сближение, связь*. Процесс размещения хромосом в метафазную или экваториальную пластинку. Представляет собой серию сложных движений (хореографию) митотических хромосом, когда они независимо друг от друга движутся к полюсам клетки и обратно, несколько раз меняя направление. В результате конгрессии они собираются между полюсами клетки в плоскости экватора веретена (явление *конгрегации*), формируя *метафазную пластинку*. Конгрессия характерна для прометафазы митоза, которая для большинства клеток является самой продолжительной фазой.

\*Термин предложен английским генетиком Дарлингтоном (C. D. Darlington, 1937).

**Конденсация хроматина (интерфазных хромосом).** От лат. *condensatio* – *сгущение, уплотнение*. Процесс, протекающий в процессе митоза (мейоза), при котором хромосомы приобретают наиболее компактную структуру, с характерной для них формой и размерами (см. **Конденсины**). Конденсация хроматина обеспечивает правильную передачу хромосом в дочерние клетки в процессе деления материнской клетки.

**Конденсины.** От лат. *condensatio* – *сгущение, уплотнение* и греч. *protein* – *белок*. Мультибелковые комплексы (*конденсин I* и *конденсин II*), входящие в состав скэффолда и принимающие участие в конденсации хромосом во время митоза или мейоза. Они сверхспирализуют хроматин, внося в ДНК положительные супервитки. В состав комплексов входят белки семейства SMC, обладающие АТФазной активностью (содержат АТФазные домены), а также другие белки, вызывающие конформационные и топологические изменения в ДНК. Конденсины близки по структуре к *когезинам* (см. **Когезины, Белки-SMC**).

**Кондилома.** От греч. *kondiloma* – *опухольный нарост*. Разрастание кожи или слизистых оболочек воспалительного характера в виде узелковых образований или сосочков. Обычно кондиломы локализуются в области половых органов и крупных складок кожи. Различают остроконечные и гладкие кондиломы (на широком основании). Последние – один из признаков сифилиса. Кондиломами также называются бородавчатые разрастания в области заднего прохода.

**Кондиционер.** В биологии, вещество или организм (клетки), изменяющие окружающую среду в нужном направлении, например, культуральную (питательную среду) (см. **Кондиционированная среда**).

**Кондиционированная среда.** От англ. condition < лат. conditio – *условие, состояние*. В клеточной биологии (культуральной технике) – питательная среда, в которой до её применения росли другие клетки. В кондиционированных средах содержатся продукты жизнедеятельности клеток, играющие роль компонентов нормальной сыворотки, или недостающих в нормальной сыворотке компонентов. Известно, что кондиционированные среды способствуют образованию колоний многими типами труднокультивируемых клеток. Подобным образом способствуют росту труднокультивируемых клеток и клетки *фидера* (см. **Фидер (фидерный слой)**).

**Кондиционированный.** От англ. conditional – *условный, обусловленный*. Отвечающий определённому стандарту по своим условиям, обусловленный чем-то (см. **Кондиционированная среда**).

**Конейромедиаторы.** От лат. со – *вместе, с*, греч. neuron – *нерв* и лат. mediator – *посредник*. Медиаторы, освобождающиеся и действующие совместно\*. Примеры партнёрства: норадреналин и АТФ, ацетилхолин и АТФ, ацетилхолин и глутамат, ГАМК и глицин, дофамин и серотонин.

\*Долгое время считалось, что любой нейрон запасает и высвобождает только один тип нейромедиатора, пока английский биохимик Джеффри Бернсток (G. Burnstock, 1976) не обнаружил явление *комедиации* с участием АТФ (см. также **Экто-АТФазы**).

**Конидии.** От греч. konia – *пыль* и eidos – *сходство, вид*. Экзогенные споры, образующиеся у многих грибов на поверхности специального мицелия, называемого *конидиеносцами* (см. **Конидиеносцы**). Конидии обеспечивают механизм бесполого размножения. Покрываются плотной оболочкой и очень устойчивы к внешним воздействиям (см. **Спородохии, Спорангии, Коремии**).

**Конидиеносцы.** От греч. konia – *пыль* и eidos – *сходство, вид*. Специальные гифы, ориентированные вертикально, на которых (на вершине или сбоку) образуются конидии (см. **Конидии**).

**Кониин, конициен.** От названия болиголов (*Conium maculatum*) – очень ядовитого растения из семейства зонтичных (*Umbrelliferae, Apiaceae*). Алкалоиды, вызывающие паралич ЦНС.

**Кониозы.** От греч. konia – *пыль* и -osis – *состояние*. Болезни, обусловленные запылением воздуха.

**Конканавалин А. (ConA, КонА)** Растительный белок-лектин (четырёхвалентный лиганд) из *канавалии мечевидной*. Способен связываться с олигосахаридами клеточной поверхности (глюкопиранозой и маннопиранозой), несущими на концах глюкозу или маннозу. Конканавалин может также активировать пиноцитоз (см. **Лектины**).

**Конкатемеры.** От лат. con – *вместе*, (cate)na – *цепь* и греч. meros – *часть*. Представляют собой двухцепочечные молекулы ДНК, которые

образуются из нескольких tandemно повторяющихся единиц генома. Один из способов образования конкатемеров основан на механизме репликации по типу модели “катящегося кольца”\*. Например, такие конкатемерные двухцепочечные молекулы необходимы для созревания ДНК фага лямбда. К конкатемерам также относятся искусственные протяженные молекулы кДНК, создаваемые соединением (лигированием) коротких маркерных (tags) концевых фрагментов (8–15 нуклеотидов), получаемых с помощью рестрикции каждой молекулы кДНК в кДНКовой библиотеке. Каждый из конкатемеров содержит фрагменты, соответствующие 50–100 молекулам кДНК. Конкатемеры секвенируют и подсчитывают число одинаковых фрагментов, что позволяет оценить относительный уровень экспрессии генов. Получение конкатемеров лежит в основе серийного анализа экспрессии генов (SAGE) (см. **Репликация по типу “катящегося кольца, Сиквенсный сэмплинг**).

\*Катящееся кольцо порождает мультимерный одноцепочечный 5'-ОН конец, который может быть превращён в двухцепочечную молекулу ДНК путём синтеза комплементарной цепи и в последующем замкнут в кольцо.

**Конкатенаты.** От лат. *con* – *вместе* и *catena* – *цепь*. Структуры, состоящие из кольцевых молекул ДНК, соединённых друг с другом подобно звеньям в цепи.

**Конкордантность.** От лат. *concordo* – *нахожусь в согласии* (*concordare* – *быть согласным*). Показатель совпадений, использующийся для качественных признаков. Степень конкордантности выражается процентом особей, у которых совпадает анализируемый признак. Так, например, пара близнецов считается конкордантной, если у обоих имеется изучаемый признак.

**Конкременты.** От лат. *concrementum* – *скопление, сгущение, уплотнение*. Камни, образующиеся во внутренних полостных органах вследствие выпадения в осадок нерастворимых минералорганических соединений, в основном солей. Так, например, при мочекаменной болезни в почках (нефролитиаз) и мочеточниках (уролитиаз) могут формироваться различные конкременты, состоящие из оксалатов кальция, таких как *вевелит*\* и *веделит*\*, фосфатов, уратов или цитеинатов. Синоним – *калькули*.

\*Различаются строением кристаллической решётки.

**Конкуренция.** От позднелат. *concurrentia* < *concurro* – *бежать вместе*. Тип коакций, при котором виды оказывают друг на друга неблагоприятное действие. При этом виды могут соперничать за пищу, укрытия, места кладки яиц и т. д. Такие виды называются конкурирующими.

**Конкуренция спермы.** Необычное явление, первоначально описанное у *адалий* (“божьих коровок”). Самки могут спариваться последовательно с несколькими самцами, при этом сперма последнего самца инактивирует сперму предыдущего. Обычно акт копуляции у *адалий*

затягивается до 2-х часов – поскольку, чем дольше самец сидит на самке, тем меньше вероятность спаривания её с другим самцом.

**Коннексоны.** От англ. connexion (connection) – *соединение, связь*. Мембранные структуры в виде цилиндрических агрегатов с центральным каналом, состоящие из шести субъединиц белка *коннексина* (коннектина) и располагающиеся в зоне щелевых контактов, в которых их может быть от десятков до нескольких тысяч, в зависимости от функциональных особенностей клеток. Представляют собой полуканалы щелевого контакта. Выполняют функцию прямых межклеточных каналов для ионов и низкомолекулярных веществ (вторичных мессенджеров). Каналы коннексонов могут закрываться под воздействием ионов кальция (см. **Коннексины, Канал щелевого контакта**).

**Коннексины.** От англ. connexion (connection) – *соединение, связь* и греч. *protein* – *белок*. Белки с М.м. 30 kDa, образующие *коннексоны* (см **Коннексоны**).

**Коннектин.** От англ. connection – *связь* и греч. *protein* – *белок*. 1. Белок коннексон (синоним – *коннексин*). 2. Второе название мышечного белка *титина* (см. **Титин (Тайтин)**).

**Коннектом.** От англ. connect < лат. conecto – *связывать, завязывать, прицеплять* и от *om* – *совокупность* (название дано по аналогии со словом “геном”). Термин, обозначающий полную структуру межнейронных связей в центральной нервной системе организма. Первым полностью описанным коннектомом был коннектом элегантной нематоды *Caenorhabditis elegans*, у которой из 959 соматических клеток, составляющих тело червя, 302 клетки являются нейронами (см. **Элегантная нематода**). В 2009 г. Национальные институты здоровья США (NIH USA) инициировали масштабный проект “**Коннектом человека**” (“**Human Connectome Project**”)\*.

В задачи проекта входит построение карты активности головного мозга (Brain Activity Map), изучение структуры нейронных сетей (архитектоники нейронных сетей и, в первую очередь, основных путей коммуникации между различными отделами) человеческого мозга, а также закономерностей их работы и связей межнейронной структуры мозга с поведением человека и его интеллектом. Интересуют исследователей и вариации путей коммуникации у разных индивидуумов. В проекте принимают участие 1200 добровольцев, мозг которых сканируется с помощью различных методов визуализации. Головной мозг человека содержит не меньше 100 млрд. нейронов, что делает проект “**Коннектом человека**” даже более масштабным, чем проект “**Геном человека**” (“**Human genome project**”, HGP). Этот проект также называют проектом “**Геном человека в нейробиологии**”.

\*В 2009 г. исходное финансирование проекта составило 30 млн. долларов, а с 2013 г. ежегодное финансирование будет составлять 300 млн. долларов, а продолжительность реализации самого проекта рассчитана на 10 лет.

**Коннектопатии.** От англ. connectopathies, где connect < лат. conecto – *связывать, завязывать* и греч. pathos – *страдание* (болезнь). Обобщённое название нейродегенеративных заболеваний центральной нервной системы, таких как болезнь Альцгеймера, или болезнь Хантингтона, симптомы которых обусловлены сбоями во взаимодействии (в коммуникации) нейронов.

**Коноид.** От греч. konos – *конус* и eidos – *сходство, вид*. Субмикроскопическая структура в клетках токсоплазмы, располагающаяся вблизи заострённого конца.

**Консенсусные последовательности.** От лат. consensus – *согласие, единогласие, гармония*. Последовательности, в которых на каждой позиции стоит нуклеотид, наиболее характерный для этого положения. Эти последовательности выводят теоретически на основе анализа многих реальных гомологичных последовательностей.

**Консервативные последовательности.** От лат. conservativus – *охранительный, стремящийся сохранить существующий порядок*. Последовательности нуклеотидов в генах или аминокислот в белках, сохраняющиеся почти неизменными у организмов разных таксономических групп. Их определяют среди последовательностей, объединённых на основе общности происхождения (эволюционного) или на основе одинаковых функций.

**Консолидация.** От лат. consolidatio – *упрочение* < solidus – *прочный, твёрдый*. Так называется процесс, благодаря которому с течением времени наши впечатления прочно фиксируются в памяти. Приводит к возникновению перестроек в нейронах или группах нейронов (например, могут возникать новые синапсы, что позволяет строить новые нейронные сети).

**Консоции.** От лат. consociēs – *сообщества*, где con – *вместе* и socio – *делать общим*. Совокупность организмов, занимающих ограниченное местообитание, не подразделяющееся на ярусы или горизонты. Понятие *консоции* совпадает с понятием *синузии* (см. **Синузии**).

**Константная область (С-область).** От лат. constantis (constans) – *стойкий, постоянный*. Аминокислотные последовательности в молекулах иммуноглобулинов, не принимающие участие в формировании антигенсвязывающего центра и, следовательно, не мутирующие в процессе образования антител. Константные области тяжёлых цепей отвечают за функции антител (запускают лизис заражённых клеток и их фагоцитоз, активируют комплемент или присоединение к клеточной поверхности). По ним также проводят классификацию антител (см. **Иммуноглобулины, Соматическое гипермутирование**).

**Константный участок.** От лат. constans – *постоянный*. Наименее вариативная часть белка, одинаковая для всех молекул данного типа. Такие участки характерны для иммуноглобулинов и Т-клеточных рецепторов. Синоним – *С-участок*.

**Конститутивный.** От лат. *constitutivus* – *определяющий* (*constitutus* – *устроенный*). Основополагающий, определяющий. Например, *конститутивный признак*.

**Конститутивные гены.** От лат. *constitutio* – *устройство, установление*. Гены, слабо экспрессирующиеся во всех типах клеток, а также гены, экспрессия которых зависит только от взаимодействия РНК-полимеразы II с промотором без участия дополнительных регуляторных факторов.

**Конститутивный гетерохроматин.** От лат. *constitutivus* – *определяющий* (*constitutio* – *устройство, установление*). Постоянно конденсированные участки хроматина в интерфазных ядрах, находящиеся в инертном состоянии. Другими словами, никогда не экспрессирующиеся участки генома. Эти участки обладают рядом особенностей, отличающих их от остального хроматина. В состав такого гетерохроматина входит так называемая сателлитная ДНК, обогащённая высокоповторяющимися последовательностями нуклеотидов. В митотических хромосомах конститутивный хроматин входит в состав центромерных и теломерных областей, а также находится в интеркалярных зонах. Синоним – *облигатный гетерохроматин*.

**Конститутивные мутации.** От лат. *constitutivus* – *определяющий*. Мутации, в результате которых регулируемые гены начинают экспрессироваться постоянно, т. е., не выключаясь, без какого-либо контроля.

**Конститутивный процесс.** От лат. *constitutivus* – *определяющий*. Постоянно протекающий биологический процесс, не меняющийся от условий и внешних воздействий. Например, биохимический процесс, не зависящий от каких-либо внутренних влияний или внешних условий.

**Конституция.** От лат. *constitutio* – *установление*. Совокупность анатомо-морфологических и физиологических особенностей организма, присущих данному индивиду или особи. Определяет функциональные возможности и реактивность организма в различных условиях среды.

**Консумация.** От лат. *consumo* – *потребляю* и *-ia* – *условия*. Потребление готовых органических соединений.

**Консументы.** От лат. *consumo* – *потребляю*. Гетеротрофные организмы, потребители органических веществ, которые производят организмы-продуценты (консументы – следующие после продуцентов звенья в пищевой цепи) (см. **Биофаги**). Консументы перестраивают органические вещества, полученные от продуцентов. Обычно пищевые цепи состоят не более как из 5–6 звеньев и замыкаются организмами *деструкторами* (деструентами), или *биоредукторами*, разлагающими органические вещества. Например, для взвешенных в воде бактериальных клеток консументами являются жгутиконосцы и ресничные инфузории, а для прикреплённых клеток – амёбы, коловратки и нематоды.

**Контагиозность\*.** От лат. *contagiosus* – *заразный*. Способность инфекции (инфекционных агентов) к передаче через соприкосновение

здорового человека с больным, с больными животными, с предметами и воздухом в его окружении. Усиление контагиозности патогенов (например, вирусов) связывают с появлением новых мутантных разновидностей, способных вызывать вспышки заболеваний.

\*Первым исследователем, начавшим систематическое изучение заразных болезней, был веронский врач Джироламо Фракасторо (1478–1553), написавший в 1546 г. трактат “*De contagione et contagiosis morbis et eorum curatione*” (“О контагии, о контагиозных болезнях и лечении”), где впервые предложил термин “зараза”.

**Контактное торможение (ингибирование, подавление)\*.** Прекращение движения и пролиферативной активности нормальных клеток в культуре при соприкосновении их друг с другом, когда достигается критическая плотность клеточной популяции\*\* (см. **Конфлуэнтный (конфлюэнтный) слой**). Первоначально рассматривалось как механизм морфогенеза, обеспечивающий заполнение клетками свободного пространства. *Контактное подавление клеточного роста* опосредуется через регуляторный белок – ингибитор циклин-зависимых киназ (комплексов Cdk/циклин) – p27. В свою очередь межклеточные контакты индуцируют экспрессию ингибитора p27.

\*Феномен остановки и “склеивания” клеток был открыт в 1962 г. М. Аберкромби и сотрудниками (см. **Анаплазия**). Вейс (Weiss J.J.) назвал этот феномен *организацией*, поскольку при росте раковых опухолей организации клеток не происходит.

\*\*На самом деле торможение пролиферативной активности клеток начинается задолго до достижения насыщающей плотности, поэтому лучше использовать другой термин – *плотностно-зависимое подавление роста*.

**Контаминация.** От нем. Kontamination < лат. contaminatio – *соприкосновение, смешение* < contaminare – *смешивать*. 1. В биологии – микробное или химическое, а также радиоактивное загрязнение. 2. В фармации – присутствие посторонних веществ, загрязняющих препарат.

**Контиги (contigs).** От англ. contiguity\* – *соприкосновение, близость, смежность*. Непрерывные серии клонов геномной ДНК, представляющие собой соприкасающиеся фрагменты, полностью охватывающие какой-либо участок генома. Идентификация и сборка перекрывающихся клонов для создания *контигов* на основе библиотек геномной ДНК необходима на стадии физического картирования генома, обеспечивающего в дальнейшем базу для его секвенирования (см. **Космиды**).

\*От лат. contigi < contingo – *дотрагиваться, прикасаться, схватывать, иметь отношение*.

**Контрактильность.** От лат. contractio – *натяжение, сокращение*. Сократимость. Способность (мышцы) укорачиваться или увеличивать напряжение.

**Контрактильный.** От лат. *contractio* – *натяжение, сокращение*. Способный сокращаться, укорачивающийся, усиливающий напряжение (о мышечной ткани).

**Контрактура.** От лат. *contractura* – *затруднение, сужение, стяжение*. Стойкое нарушение подвижности в суставе (блокада сустава). Может быть вызвано стойким мышечным сокращением (миотоническим спазмом), блокирующим движение или поражением мышц и нервов, а также нарушением равновесного состояния между мышцами антагонистами (возникает при параличе), или, наконец, фиброзом, связанным с поражением фасций и сухожилий.

**Контралатеральный.** От лат. *contra* – *против* и *lateralis* – *боковой*. Расположенный на противоположной стороне тела или головного мозга (см. **Ипсилатеральный**).

**Контрацептивы.** От новолат. *contraceptio* – *противозачатие* (лат. *contra* – *против* и *conceptio* – *зачатие* < (con)ceptive – *принимающий, воспринимающий*). Средства или вещества, предупреждающие оплодотворение, зачатие (**противозачаточные средства**). Подразделяются на механические (кондомы и внутриматочные устройства – “спираль”, англ. *devices*), химические (например, грамицидиновая паста), естественно-физиологические и гормональные. К последним, например, относятся оральные контрацептивы–стероиды, обладающие эстрогенной активностью, а также гестагены (в случае комбинированных оральных контрацептивов) (см. **КОК**). К народным средствам относятся розмарин и донской можжевельник.

**Контрольные точки (англ. *check points*).** Биохимические процессы, включающиеся в ответ на возникновение генетических ошибок, а также при изменении условий существования клетки, и приводящие к её задержке или остановке на определённых этапах митотического цикла. Так у дрожжей события, контролирующие прохождение клеточного цикла, происходят в *точке старта* ( $G_1$ -check point – основной для большинства типов клеток точке контроля в цикле), перед митозом ( $G_2$ -check point) и во время митоза (M-check point)\*. Синоним – *точки проверки*.

\*Точка контроля, в которой контролируется наступление *анафазы*.

**Контр-транскрипт.** От лат. *contra* – *против* и *транскрипт*. Молекула РНК, мешающая РНК-праймеру инициировать транскрипцию.

**Контрфорсы.** От фр. *contre-force* – *противодействующая сила*. Доскообразные корни-подпорки у некоторых видов деревьев, укрепляющие нижнюю часть ствола.

**Контузия.** От лат. *contusio* – *ушиб, синяк* (англ. *a bruising*). Патологическое состояние, вызванное ударным воздействием на всю поверхность тела, часто без видимых внешних повреждений.

**Конфлуентный (конфлюэнтный) слой.** От лат. *confluens* – *слияние*. Термин, применяющийся в технике клеточных культур, и означающий *сплошной одинарный слой клеток*, контактирующих друг с другом, и плотно покрывающих дно культурального сосуда (чашки Петри, стекло-

подложку). Нормальные (не трансформированные) клетки в конfluентном слое теряют подвижность и не пролиферируют. Трансформированные клетки ведут себя иначе; они продолжают пролиферировать после установления межклеточных контактов, поскольку теряют способность к *контактному торможению* (см. **Контактное торможение (ингибирование, подавление), Иммуортализация**). В результате их потомки образуют многослойные нагромождения из скоплений клеток, называемые *фокусами роста*. Синоним – *монослой*.

**Конформация.** От лат. *conformatio* – *форма, пространственное строение*. Пространственное расположение относительно друг друга атомов и их групп в молекуле (макромолекуле), определяющее геометрическую форму (трёхмерную структуру) молекул органических соединений. Может изменяться в результате вращения атомов вокруг простых связей при сохранении порядка ковалентных связей в молекуле. Другими словами, конформации – это различные формы, которые может принимать молекула (чаще речь идёт о молекулах белков).

**Конхиолин.** От греч. *konchylion* (*konche*) – *раковина* (лат. *testa*). Тонкий слой волокнистого органического вещества (белковый слой), соответствующий кутикуле и покрывающий *периостракум*\* у двустворчатых моллюсков.

\*Наружный слой раковины.

**Конхит.** От греч. *konche* – *раковина*. Основная составная часть, наряду с хитином, жемчуга и перламутрового слоя раковин моллюсков. Жемчуг образуется в результате последовательно отложении слоёв перламутра на инородные частицы (песчинки), попавшие в мантийную полость моллюсков-жемчужниц.

**Конхиология.** От греч. *konchylion* (*konche*) – *раковина* и *logos* – *понятие, учение*. Раздел зоологии, изучающий раковины моллюсков.

**Конъюгация.** От лат. *conjugatio* – *соединение*. 1. Половой процесс у некоторых простейших, при котором не образуется гамет, а вместо этого тесно сблизившиеся половые партнёры формируют цитоплазматический мостик, по которому взаимно передаётся генетический материал (происходит его обмен). Так у инфузорий макронуклеус подвергается распаду, а микронуклеус делится мейотически, образуя четыре гаплоидных ядра, три из которых разрушаются, а четвёртое делится митотически. Эти два ядра называются *пронуклеусами*. Затем половые партнёры передают по цитоплазматическому мостику каждый другому по одному гаплоидному пронуклеусу и чужой пронуклеус сливается с пронуклеусом хозяина, формируя диплоидное генеративное ядро (микронуклеус). При конъюгации у зелёных водорослей сливаются две вегетативные клетки, не имеющие жгутиков (см. **Хологамия**). 2. Термином *конъюгация* также обозначается половой процесс (формирование зигот, как одна из систем рекомбинации) у бактерий, или другими словами, перенос генетического материала (плазмид или частей генома, активированных плазмидами) от одной бактерии

к другой (или сразу к нескольким) в результате их непосредственного контакта\* (см. **Конъюгация у микроорганизмов, Трансдукция, Трансформация**). 3. Попарное временное соединение гомологичных хромосом в мейозе, обеспечивающее *кроссинговер* (конъюгация гомологичных хромосом).

\*Конъюгация у бактерий была открыта в 1946 г. Ледербергом и Татумом (Lederberg J., Tatum E., 1946) в опытах по смешанному культивированию двойных и тройных ауксотрофных мутантов, выделенных из культур штамма *E. coli* K-12 дикого типа (см. **Ауксотрофы**).

**Конъюгация у микроорганизмов.** От лат. conjugatio – *соединение*. Процесс контактирования клеток (в общем смысле половой процесс), во время которого происходит односторонний перенос генетического материала (характерен для бактерий\*), или обмен частями ядерного аппарата и цитоплазмой (например, у инфузорий).

\*Процесс конъюгации двух клеток разных штаммов (Hfr и F<sup>-</sup>) у *E. coli* впервые продемонстрировал на электронной микрофотографии, полученной в 1957 г., американским исследователем Андерсоном. На этой микрофотографии видно, как донорская и реципиентная клетки соединены мостиком, или тонкой трубкой – секс-пилей (F-пилей, или половым волоском).

**Конъюнктива.** От лат. conjunctivus – *соединительный*. Соединительная оболочка глаза (образована соединительной тканью – *conjunctiva textus*), покрывающая внутреннюю поверхность век и переднюю часть глазного яблока до роговицы.

**Коопухоли.** Опухоли, возникающие при действии *колхицина* на облучённые клетки. При этом нарушается ориентация цитоскелетных микротрубочек, и клетка принимает шаровидную форму (см. **Колхицин**).

**Копеподиты.** От лат. copia (copae) – *обилие, достаток*, podos – *нога* и eidos – *сходство, вид*. Многоножие. Шесть последних из двенадцати линек (двенадцати возрастов) развивающегося циклопа (возраст копеподитов). Эти стадии помимо увеличения числа сегментов тела, характеризуются увеличением числа члеников антенн и антеннул, а шестой *копеподит* достигает половой зрелости. Одновременно развивается и половой диморфизм (см. **Науплиус**).

**Копра.** От англ. copra < порт. copra < санскр. khopra – *череп*. Молочного цвета мякоть плода ореха кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*), образующаяся из эндосперма незрелых плодов (кокосового молока), отвердевающего в процессе созревания ореха; используется для получения кокосового масла.

**Копробрионт.** От греч. kopros – *помёт* (экскременты) и biontos (bion) – *живущий*. Обитатель навоза (экскрементов). Синоним – *скатобионт*.

**Копролиты.** От греч. kopros – *помёт* и lytos – *камень*. Окаменелые остатки помета (обычно ископаемых животных). Например, в копролитах

титанозавров были обнаружены минерализованные остатки тканей трав, а также цветковых и хвойных растений – *фитолиты*.

**Копрофаги.** От греч. *korpos* – *помёт* и *phagos* – *пожирать*. Организмы, питающиеся экскрементами других организмов, а в некоторых случаях и собственными, например, зайцы, кролики, детёныши коала.

**Копрофагия.** От греч. *korpos* – *помёт* и *phagos* – *пожирать*. Поедание экскрементов. У термитов\* *копрофагия* существует между взрослыми особями. Напротив, у коала\*\* *копрофагами* являются детёныши, которые питаются калом матерей, который содержит полупереваренные листья эвкалипта, ферменты и соответствующую микрофлору. У некоторых травоядных (зайцеобразных и многих грызунов, например, у капибары\*\*\*) сбраживание пищи происходит не в желудке, как у жвачных животных, а в заднем отделе кишечника (слепой кишке), поэтому их помёт содержит большое количество питательных веществ. Для таких животных характерно явление “двойного переваривания”, обусловленного копрофагией. Частичная копрофагия характерна также для мышей, обогащающих таким образом свой кишечник микрофлорой.

\*Термиты – эффективные “биомашинки” для переработки листового опада и древесины, и превращения растительной органики в CO<sub>2</sub>. Копрофагия позволяет им обогащать кишечник бактериями и простейшими, переваривающими целлюлозу и лигнин.

\*\*На языке австралийских аборигенов слово *коала* означает “не пьёт”.

\*\*\*На языке одного из племён южноамериканских индейцев *капибара* – “король травы” (“господин травы”).

**Копрофилы.** От греч. *korpos* – *помёт* и *philia* – *склонность*. Почвенные грибы, живущие на навозных кучах или в почве, богатой гумусом. Некоторые почвенные плесневые грибы\* не только разлагают органические останки, но при случае питаются и почвенными нематодами, коловратками и даже насекомыми, используя различные ловчие приспособления, в том числе особое сжимающееся кольцо, получившее название *гаррота*\*\* . У таких хищных грибов на гифах имеются специальные образования в виде колечек, свёрнутых наподобие петли ковбойского лассо. Стоит только червю заползти в такое кольцо, как клетки кольца резко стягиваются, и червь оказывается в смертельной ловушке. Ещё более интересно то, что образование этих ловчих органов у грибов стимулируют сами черви, выделяя активное вещество *неамин* (см. **Неамин**).

\*Хищные *гифомикоты* из группы несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*).

\*\*Гаррота – пыточный обруч (а также, закрутка, жгут), некогда употреблявшийся в средневековой Испании для казни преступников или как орудие пыток в арсенале инквизиции; обруч при помощи винтов стягивали вокруг шеи осуждённого на казнь.

**Копула.** От лат. *copula* – *привязь, застёжка, соединение, связь*. Язычковая кость.

**Копулин.** От лат. *copula* – *завязка, узел, связь* (*copulatio* – *соединение*). Гонофион (гормон) стероидной природы, выделяемый зрелыми самцами некоторых видов рыб. Вызывает у самок созревание яичников, появление брачной окраски и характерного полового поведения (состояние готовности к нересту), благоприятствующего оплодотворению. Например, под действием *копулина* самки гуппи принимают характерное наклонное положение, при котором облегчается проникновение гоноподия самца в клоаку самки, а у самок горчака стимулируется рост яйцеклада (см. **Гоноподии**).

**Копулировка.** От лат. *copulo* – *связывать, соединять* (*copula* – *завязка, узел, связь*). Прививка черенком, при которой привой и подвой имеют одинаковую толщину.

**Копуляция.** От лат. *copulatio* – *соединение* < *copulo* – *связывать, соединять* (*copula* – *завязка, узел*). 1. Соединение двух особей при половом акте (половой контакт). Спаривание возможно не только с целью продолжения рода. Выдающиеся мастера разврата – карликовые шимпанзе бонобо (*Pan paniscus*), которые спариваются для установления контакта между особями, наказания провинившегося (спаривание унижения, почти как в уголовной среде) или просто для психологической разрядки (снятия стресса). При этом часто наблюдается гомосексуальное спаривание и спаривание с детёнышами, а также спаривание в самых невероятных и только им доступных позах. 2. В более узком смысле спаривание – это слияние двух половых клеток (гамет) у низших организмов (грибов, простейших, водорослей). Синоним – *спаривание\** (см. **Спаривание, Коммискуум**).

\*Копуляция может быть довольно жёсткой и даже жестокой, также как и начало жизни у новорождённых детёнышей. Так львы спариваются каждые 15 мин в течение нескольких суток (до 500 актов). Пенис у львов покрыт шипами, травмирующими самку и стимулирующими у неё овуляцию. Шипы также предназначены для удаления чужой спермы. Именно поэтому самец не отпускает самку очень долго, чтобы с ней не спарился новый самец. Подобное явление характерно и для божьих коровок, когда самец часами не отпускает самку. Самцы крапчатых куниц спариваются с самками непрерывно в течение 2-х недель, в результате чего самцы погибают от истощения. Через 20 суток рождаются от 12 до 15 детёнышей, а поскольку у самки только 6 сосков, она выкармливает всего шестерых детёнышей из помёта, а остальных съедает (см. **Каннибализм**). У тасманийских дьяволов спаривание также не отличается красотой и благородством. Позднее рождаются до 50-ти детёнышей и до сумки добираются далеко не все, но и в сумке конкуренция ещё жёстче, поскольку у самки только 4 соска. Смертельное спаривание наблюдается и у сумчатых мышей. После непрерывного спаривания в течение всей ночи со многими самками (до 12) у самцов

разрушается иммунная система и они погибают. Так что процесс спаривания у них происходит только один раз в жизни, также как, например, у некоторых видов кальмаров или у подёнок, самцы которых и появляются на свет только для того, чтобы прокопулировать. Вот такой жестокой может быть половая любовь! Есть и другие, с нашей точки зрения, очень жестокие формы спаривания (см. **Травматическое осеменение**).

**Кор.** От англ. core – *сердцевина, ядро* < от лат. согона – *венец*. Продукт частичной нуклеазной деградации нуклеосомы, содержащий гистоновый октамер и ДНК, длиной 146 нуклеотидных пар. Октамер, состоящий из гистонов (H2A, H2B, H3 и H4)\*, образует белковую основу (сердцевину) нуклеосомы, по поверхности (периферии) которой ДНК, длиной в 146 пар оснований, делает 1,75 оборота, благодаря чему возникает структура первичной компактизации ДНК с плотностью упаковки, равной 6-7 (6,8). *Кор* – высококонсервативная структура (см. **Кор-последовательность ДНК**). Синонимы – *минимальная нуклеосома, коровая частица, кор-частица*.

\*Гистоны H2A, H2B, H3 и H4 называют *коровыми* или *сердцевинными*.

**Корацидий.** От греч. κοραχ (korakas) – *ворон, крючок* (что-либо согнутое, подобно клюву ворона) и eidos – *сходство, вид*. Свободноживущая, шаровидной формы, микроскопическая личинка некоторых низших ленточных червей (например, широкого лентеца, *Diphyllobothrium latum*), развивающаяся из сложного яйца, снабжённого крышечкой. Корацидий покрыт слоем ресничных клеток и несёт 6 крючков. Попадая в кишечник первого промежуточного хозяина (беспозвоночного), например, веслоногого рачка *Cyclops* или *Diatomus*, сбрасывает ресничный покров и превращается в *онкосферу*, проникающую через стенку кишечника в полость тела рачка, где личинка становится *процеркоидом*. Во втором промежуточном хозяине такая личинка становится *плероцеркоидом* и, наконец, в кишечнике позвоночного – взрослой личинкой, из которой развивается взрослая особь червя (см. **Онкосфера, Процеркоид, Плероцеркоид**).

**Кордицепин.** От названия паразитического гриба *кордицепса* (*Cordyceps*), способного поражать живых насекомых и их личинок. Ингибитор полиаденилирования\* мРНК – *3'-дезоксиаденозин*, который образует только кордицепс. Кордицепин блокирует образование микроворсинок на клетках.

\*Обычно в конце транскрипции к 3'-концу присоединяется полиадениловая последовательность, которая может включать до 200 звеньев АМФ, наподобие мотива (...ААТAAA...) (см. также **Кэп-структура**). В клинической медицине кордицепин пытаются применять для лечения некоторых типов опухолей.

**Коректазия.** От англ. corectasia < греч. kore – *зрачок* глаза (англ. pupil of the eye) и ectasis – *увеличение, растягивание*. Патологическое расширение зрачка. Синоним – *мидриаз* (см. **Мидриаз**).

**Коремии.** От греч. korema – *метла* и -ia – *условия*. Конидиеносцы, собранные в плотные, похожие на метёлки, пучки (многократно разветвлённые на вершине в виде кисточек, на концах которых располагаются цепочки одноклеточных конидий). Характерны для *гифомикотов* (*гифомицетов*) – самой крупной группы (порядка) несовершенных грибов (*Fungi imperfecti*), например, для пенициллиума (см. **Конидии**).

**Корепрессоры.** От лат. co – *вместе, с* и repressor – *сдерживающий*. Метаболиты, присоединение которых к репрессору приводит к специфическому ингибированию тех ферментов (или их синтеза), которые участвуют в процессах синтеза этих метаболитов.

**Корзиночные клетки.** От англ. basket cells. 1. Нейроны, аксоны которых, ветвясь, образуют сеть вокруг следующего нейрона. 2. Миоэпителиальные отростчатые клетки эктодермального происхождения, расположенные в секреторных отделах экзокринных желез (молочных, слюнных, потовых). 3. В мазках крови остатки разрушенных клеток лимфоидного ряда (тени Гумпрехта).

**Коринебактерии.** От греч. korymbē – *булава*. Грамположительные палочки булавовидной формы, сгруппированные таким образом, что похожи на V- или L-буквы, выстраивающиеся в частокол. Содержат много гранул полифосфатов, из-за чего под микроскопом приобретают вид стекляруса. Важнейшим для клиники является токсикогенный вид *Corynebacterium diphtheriae* – возбудитель дифтерии, передающийся воздушно-капельным путём и колонизирующий глотку (см. **Дифтерия**). Дифтерийный токсин подавляет биосинтез белков в эукариотических клетках путём АДФ-рибозилирования рибосомного фактора элонгации-2 (eEF-2) (см. **Дифтерийный токсин**). ДНК, кодирующая дифтерийный экзотоксин, привносится в клетку умеренными бактериофагами и интегрируется в бактериальную “хромосому” в ходе развития лизогенной фазы вируса.

**Кориум.** От лат. corium – *кожа* (дерма, кутикул). Внешний покров тела у хордовых, формирующийся из мезодермы. Кориум снаружи покрыт эпидермисом.

**Кормофиты (Cormophyta).** От греч. kormos – *ствол* и phyton – *растение*. Растения, вегетативное тело которых расчленено на корни и побеги, состоящие из стебля и листьев. К кормофитам относятся плауновидные, папоротникообразные, хвощевидные, голосеменные и цветковые растения (см. **Таллофиты**). Синоним – *кормобионты* (*Kormobionta*).

**Кормус.** От греч. kormos – *ствол*. Вегетативное тело растения, разделённое на корень и побег (стебель и листья).

**Коронавирусы.** От лат. corona – *венец* и virus. Вирусы семейства *Coronaviridae*, поражающие человека (возбудители обычной простуды, ОРЗ, пневмонии и гастроэнтерита), а также млекопитающих и птиц. Вирионы диаметром от 75 до 160 нм покрыты плейоморфной внешней фосфолипидсодержащей оболочкой, несущей булавовидные выступы (пики), в результате чего они напоминают корону (гало), откуда и возникло название. Внутри оболочки находится спиральная нуклеокапсидная структура диаметром 11–13 нм, содержащая геном вируса, который состоит из одной одноцепочечной позитивной молекулы РНК с М.м. от 5,5 до 8,1×10<sup>6</sup> Да, кодирующей от 4 до 6 главных вирусных полипептида, два из которых гликозилированы. Репликация вируса происходит в цитоплазме, где он и “одевается” участками эндоплазматических мембран (ЭПР), а освобождается из заражённой клетки путём слияния мембран по механизму экзоцитоза.

С разновидностью коронавируса связан SARS, или ТОРС – *тяжёлый острый респираторный синдром*, по-другому, “атипичная пневмония”, сопровождающаяся диареей и начавшаяся взрывоподобно в марте 2003 г. в Гонконге\*. Рецептором корона вирусов SARS служит ангиотензинпревращающий фермент-2, локализованный на поверхности эпителиальных клеток дыхательных путей. Считается, что естественным резервуаром CoV-SARS служат летучие мыши, семейства подковоносовых, а промежуточным хозяином – виверровые, которых разводят и употребляют в пищу в Китае. Угроза коронавируса CoV-SARS всему человечеству связана с глобализацией современной жизни, свободным перемещением больших масс людей (туризм) и высокой скученностью (перенаселением) в мегаполисах (см. **Атипичная пневмония**).

Весной 2013 г. в Саудовской Аравии была зарегистрирована вспышка заболевания, вызванного новой разновидностью коронавируса, способного передаваться от человека к человеку при тесном контакте. Заболевание протекало с дистрессом и развитием респираторного синдрома по типу SARS. Оно также сопровождалось диареей и поражением почек, давая почти 50 % смертность. Позднее появилась ещё одна форма коронавируса, получившая обозначение MERS, также опасная для человека.

\*Эпидемия убила около 800 человек. Первыми заразились более 300 человек, проживающих в жилом высотном комплексе *Amoy Gardens* в Гонконге, особенности строения систем канализации и вентиляции которого и способствовали распространению инфекции, первоначальным источником которой был 33-летний китайский мужчина, известный как пациент YY.

**Короткий гастркулярный ген.** Ген дрозофилы, управляющий развитием вентральной части тела мухи, в противоположность *декапентаплеггальному* гену, управляющему развитием дорзальной части тела.

**Кор-последовательность ДНК.** ДНК, длиной 146 нуклеотидных пар, входящая в состав кор-частицы нуклеосомы.

**Корпуленция (корпулентность).** От лат. *corpus* – *тело* и *lente* – *медленно, вяло*. Тучность, дородность. *Корпулентный* – страдающий ожирением (англ. *obese*). Обнаружено, что отсутствие гена, отвечающего за синтез фермента *SCO*, участвующего в образовании одной из основных жирных кислот, позволяет мышам не набирать массу при обильном питании. Этот ген обнаружен и у человека.

**Коррелированный ответ.** От позднелат. *correlatio* – *соотношение* (взаимная связь). Изменения генома (изменения содержания аллелей), происходящие под действием искусственного отбора (см. **Сопряжённая элиминация**).

**Кортизол.** От лат. *cortex* – *кора*. Кортикостероидный гормон коры надпочечников, синтезирующийся из холестерина через образование *17 $\alpha$ -гидроксипрогестерона* при участии фермента *17 $\alpha$ -гидроксилазы* – продукта гена *CYP<sub>17</sub>*. Этот ген, как и ген кортизола, локализован в хромосоме 10 и необходим также для синтеза *тестостерона* и *эстрадиола*. В свою очередь, образование кортизола стимулирует АКТГ, синтез которого находится под контролем гипоталамуса. Кортизол необходим практически всем клеткам и тканям организма, от головного мозга до иммунной системы, но главное, что он отвечает за развитие адаптивных реакций стресса. Образно кортизол можно назвать “включателем переключающих генов”, в результате чего изменяется экспрессия сотен генов в чувствительной к кортизолу клетке. Его уровень в крови всегда повышается при любом *долговременно* действующем стрессе\* (см. **Глюкокортикоиды, Кортикостероиды, Стресс**). При этом он подавляет иммунную систему\*\* через механизм включения в Т-лимфоцитах (Т-хелперах) экспрессии гена *TGF $\beta$* , локализованного также в хромосоме 10, продукт которого тормозит образование ключевого в реакциях иммунного ответа лимфокина – *интерлейкина-2 (IL2)*. Кроме того, кортизол считается своеобразным “стоп сигналом” или “тормозом”, удерживающим от агрессивного поведения. Установлено, что у детей с выраженной агрессивностью в крови мало кортизола.

\*Краткосрочный, немедленно действующий стресс резко повышает содержание в крови других гормонов стресса – *катехоламинов* – адреналина и норадреналина, обеспечивающих незамедлительные физические реакции (оборону или бегство у животных).

\*\*Наиболее непонятную с биологической точки зрения “побочную” реакцию кортизола.

**Кортизон\*.** От лат. *cortex* – *кора*. Стероидный гормон, подобный по механизму физиологического действия кортизолу (см. **Кортикостероиды**).

\*Швейцарский химик-органик Тадеуш Рейхштейн выделил кортизон и установил его строение, а также разработал методику синтеза гормона из семян *Strophantus* (см. **Строфантин**). За эту работу он был удостоен

в 1950 г. Нобелевской премии по физиологии и медицине (совместно с американцами – химиком Эдуардом Кендаллом и врачом Филипом Хенчем). Позднее выяснили, что лучшим источником кортизона могут быть мексиканские лианы *диоскореи*.

**Кортикальный слой.** От лат. cortex – *кора, кожа*. Слой цитоплазмы, тесно прилегающий изнутри к плазматической мембране, имеющий ряд особенностей и обеспечивающий механическую устойчивость, а также отвечающий за подвижность клеточной поверхности. Другими словами, белковый, гидрофильный, гелифицированный внутренний слой цитоплазмы, находящийся под плазмалеммой. В нём (в цитоплазме толщиной 0,1-0,5 мкм) отсутствуют рибосомы и мембранные пузырьки, но в большом количестве располагаются фибриллярные элементы (микрофиламенты и микротрубочки). Основным компонентом кортикального слоя – актиновые микрофибриллы\* и связанные с ними вспомогательные и сократительные белки (обеспечивают движение участков цитоплазмы) (см. также **Актин, Актинин, Тропомиозин, Филамин, Фимбрин**). Синонимы – *кортекс, клеточный кортекс*.

\*В различных типах клеток присутствуют разные варианты (изоформы) актина, кодирующиеся разными генами.

**Кортикальные тельца.** От лат. cortex – *кора*. Приповерхностные образования (в виде гранул, или альвеол, содержащих полисахариды и белки) в яйцах у некоторых животных\*, выделяющие своё содержимое при активации яйца сперматозоидом (или, в случае искусственной активации, после укола иглой), которое обводняется (набухает) и приводит к отделению яйцевой оболочки от цитоплазмы и образованию *перивителлинового пространства*.

\*Обнаружены у разных таксономических групп животных от кольчатых до млекопитающих.

**Кортикостероиды.** От лат. cortex – *кора*, steros – *твёрдый* и eidos – *сходство*. Собирательное название стероидных гормонов, синтезирующихся в коре надпочечников. Принимают участие в развитии многих важных физиологических процессов, главным образом связанных с адаптацией организма к стрессу. Обладают противовоспалительным и иммуносупрессорным действием, в результате чего используются в клинической практике\*. Могут индуцировать апоптоз (лизис) определённых типов Т-лимфоцитов, особенно созревающих тимоцитов. Важнейший из кортикостероидов гормон – *кортизол* (см. **Кортизол**).

\*Кортикостероиды, блокируя факторы транскрипции NFκB и AP1, подавляют образование цитокинов – медиаторов процесса воспаления, таких как интерлейкин-1 (IL-1) и фактор некроза опухолей (TNF, ФНО), продуцируемых макрофагами.

**Кор-фермент.** От англ. core – *сердцевина, ядро* < лат. corona – *венец*. Комплекс субъединиц РНК-полимеразы, необходимый только

для процесса элонгации синтезируемой РНК. Синоним – *минимальный фермент*.

**Космиды.** Векторы, объединяющие преимущества плазмид и фагов. Содержат встроенный *cos*-участок\* (*cos*-сайт) фага лямбда (фага  $\lambda$ ), необходимый для упаковки плазмидной ДНК. Именно эта особенность позволяет эффективно упаковывать плазмидную ДНК в оболочку фага в системе *in vitro*. Первоначально их использовали как самые ёмкие векторы, пригодные для клонирования фрагментов чужеродной ДНК размером до 50 тысяч н. п. В рамках проекта HGP (“Геном человека”) космиды применяли для создания библиотек геномной ДНК (см. также **Дрожжевые искусственные хромосомы**).

\*Определил название этого типа плазмид.

**Космополиты.** От фр. cosmopolite < греч. kosmopolites – *гражданин мира*. Растения или животные, распространённые по всему миру (не имеющие определённой географической локализации). Главным космополитом является человек, расселившийся по всем континентам. Из позвоночных животных можно назвать только птиц, таких как скопа (*Pandion haliaetus*), сипуха (*Tyto alba*) и розовая крачка (*Sterna dougallii*), обитающих на всех континентах, кроме Антарктиды.

**Костимулятор.** От лат. со – *вместе, совместно* и stimulus – *остроконечная палка*. Белок, локализованный на клеточной поверхности антигенпрезентирующих клеток и играющий роль дополнительного сигнала для антигенреактивных клеток. Например, для В-клеток им является лиганд CD40L.

**Костные морфогенетические белки.** От англ. bone morphogenetic proteins (BMPs). Белки, обеспечивающие эмбриональный морфогенез и принадлежащие к суперсемейству трансформирующих факторов роста. Экспрессируются в областях организаторов зародыша и обладают многочисленными функциями. Контролируют репродукцию, миграцию и апоптоз клеток, образование осевой структуры зародыша, дифференцировку клеток мезодермы, формирование нервной системы и морфогенез кишечника. Во взрослом организме являются молекулярными регуляторами *остеогенеза* (откуда и получили своё название).

**Костный морфогенетический протеин.** От англ. bone morphogenetic protein (BMP-4). Регенерационный фактор роста BMP-4 – продукт гена *Msx1*, экспрессирующегося у эмбриона мыши при формировании кончиков пальцев. Этот фактор присутствует также в зародышевой ампутационной ране и стимулирует регенерацию кончиков пальцев у мышей, а в некоторых случаях и у человека. Мутации в гене *Msx1* приводят к неспособности мышей восстанавливать ампутированные кончики пальцев. Считается, что протеин BMP-4 подавляет дифференцировку различных типов клеток в процессе эмбрионального развития. Предполагают также, что белок BMP-4 может вызывать

дифференцировку клеток. У саламандры регенерация конечности находится под контролем сестринского гена *Msx2*.

**Костра.** Волокнистые части стеблей прядильных растений, таких как лён, конопля, кенаф и др.

**Косупрессия.** От лат. *co* – вместе, совместно, *s* и *suppressus* – подавление. Способность трансгена подавлять экспрессию соответствующего эндогенного гена. Термин применяется для описания результатов трансгенеза у растений.

**Котиледон.** От греч. *kotyledon* (*kotyledonos*) – впадина, полая структура в виде чаши. 1. Структурно-функциональная единица плаценты, содержащая сосуды плода и образованная стволовой ворсинкой хориона (см. **Карункулы**, **Хорион**). 2. В ботанике, первый листок зародыша растения в семени.

**Котинин.** От греч. *cotinus* – физетовое (жёлтое) дерево (*Rhus cotinus*), из которого получают ярко-оранжевое красящее вещество. Котинин – основной продукт метаболизма никотина, имеющий выраженную жёлтую окраску и присутствующий в крови и моче курящего человека (появляется также при пассивном курении).

**Кофакторы.** От лат. *co* – вместе, совместно и факторы. В общем смысле – помощники ферментов. Кофакторами ферментов могут быть ионы, например, ионы цинка и витамины (см. **Коферменты**).

**Кофеин.** От нем. *Koffein*, фр. *caféine* < араб. *кахна* – кофе (кофейное дерево, *Coffea*). Биологически активное соединение – алкалоид *триметилксантин*\* – производное пурина; содержится в больших количествах в зёрнах кофе. Мощный универсальный стимулятор активности центральной нервной системы (снимает депрессивное состояние ЦНС). Запускает активность нейронов даже у улиток. Установлено, что кофеин открывает кальциевые каналы в мембранах нейронов, ингибирует фосфодиэстеразу, повышая внутриклеточный уровень цАМФ, и, в целом, стимулирует даже биосинтез белков. Относится к веществам, вызывающим эффект гормезиса (см. **Гормезис**). Установлено, что стимулирующий эффект кофеина проявляется значительно сильнее у женщин, чем у мужчин (определённые дозы кофеина даже тормозят мозговую активность у мужчин). Обнаружено также, что кофеин может сдерживать развитие яйцеклетки, благодаря чему эту его способность уже используют в экспериментах по клонированию (см. **Стволовые эмбриональные клетки человека, полученные методом клонирования**). Разрушение кофеина в организме человека обеспечивается ферментами – анаэробными дегидрогеназами, в частности, цитохромом P, кодируемым геном *CYP1A2*\*\* . В зависимости от варианта этого гена, содержащегося в геноме индивидуума, кофеин легко переносится человеком или, напротив, нет. При некоторых вариантах гена *CYP1A2* в геноме кофеин может приводить к развитию тяжёлой гипертензии (P. Palatini et al. CYP1A2 genotype modifies the association

between coffee intake and risk of hypertension, *Journal of Hypertension*, 2009, v. 27, p. 1594–1601).

\*Строение кофеина исследовал немецкий химик-органик Эмиль Фишер, который также осуществил его химический синтез (см. **Гуммиарабик**).

\*\*Ген, отвечающий за детоксикацию (разложение) ядовитых веществ.

**Кофермент А\***. Акцептор ацетильной группы – *ацетил кофермент* (CoA-SH). Участвует в реакциях расщепления углеводов при дыхании, связывая ацетильную группу (-CO-CH<sub>3</sub>), образующуюся в результате окислительного декарбоксилирования пирувата. Синоним – *коэнзим А*.

\*Выделил кофермент А, исследовал его химическую структуру и биологическую роль американский биохимик немецкого происхождения Фриц Альберт Липман (Нобелевская премия, 1953 г.) (см. **Аденозинтрифосфат**).

**Коферменты**. От лат. *со* – *вместе, совместно* и *ферменты*. Небелковые органические соединения, например, НАД<sup>+</sup>, участвующие в ферментативных реакциях в качестве активных центров (акцепторов), в составе сложных белковых ферментов (голоферментов). *Кофермент*, связанный с *апоферментом* постоянно, называется *простетической группой*.

**Кофилин (ADP/кофилин)\***. От лат. *со* – *вместе, совместно*, греч. *philia* – *склонность* и *protein* – *белок*. Семейство белков, ускоряющих деполимеризацию актина в процессе перестройки цитоскелета двумя путями: 1. Увеличением степени закрученности спирали актина, что дестабилизирует связь между субъединицами. 2. Разрезанием (фрагментацией) филаментов. Например, кофилин принимает участие вместе с белком *гельзолином* в расщеплении актиновых микрофиламентов при движении клеток (см. **Гельзолин**). Кофилин задействован также в процессах “стирания” памяти в нейронах (см. **Дофамин**).

\*ADP – актин деполимеризирующий протеин (связывается со “старееющими” филаментами). Синоним – *актин деполимеризирующий фактор* (ADF).

**“Кошмар Дженкина”**. (Парадокс Дженкина). Так метафорично была названа наиболее труднопреодолимая для Чарльза Дарвина критика его теории эволюции. Ещё в 1867 г. шотландский профессор (математик и инженер) Флеминг Дженкин (Fleeming Jenkin) заявил, что естественный отбор не может накапливать приспособления, поскольку единичные изменённые особи, обладающие новыми полезными признаками, при скрещивании с нормальными особями должны “растворяться” в их массе. (Дженкин использовал англ. слово *свенпинг*; от *swamp* – *заливать, затоплять*.) Согласно утверждению Дженкина новые признаки от поколения к поколению должны становиться всё менее выраженными. В результате, ища выход из тупика критики, Дарвин в 1869 г. внёс изменения в пятое издание книги “Происхождение видов...”, которые

нарушали стройное здание его теории. Теория эволюции была освобождена от “кошмара Дженкина” генетикой, пришедшей очень быстро к понятию о дискретности (отдельности) генов. (Несостоятельность возражений Ф. Дженкина окончательно доказал в 1926 г. советский эволюционист, энтомолог и генетик Сергей Сергеевич Четвериков (1880–1959).)

**Козволюция.** От лат. *co* – *вместе*, совместно и *эволюция*. Процесс, при котором генетические изменения, происходящие с одним видом, сказываются на других видах. Классический пример коэволюции – сохранение у взрослых людей младенческой способности к расщеплению лактозы шло параллельно с одомашниванием крупного рогатого скота (см. **Эволюция**). Другие примеры коэволюции, в результате которой виды адаптируются друг к другу и становятся симбиотическими и необходимыми друг другу (см. **Мутуализм**) – это, например, взаимное приспособление фикусов и насекомых агаанид, акул и рыб-лоцманов, а также различных видов колибри и цветковых растений (см. **Секоний**). Примером может быть полная приспособленность орлиноклювых колибри, с их изогнутыми клювами, и геликоний\*, у которых цветки спрятаны в массивные прицветники и сильно изогнуты. При этом клюв колибри идеально совпадает с изгибом цветка. Другой пример коэволюции, пассифлора\*\* (страстоцвет) и мечеклювый колибри, длина клюва у которого достигает 20 см. Если рассматривать эволюционные взаимоотношения хищников и их жертв, то и здесь можно обнаружить существование коэволюционной гонки вооружений, в ходе которой жертва стремится увеличить свой размер, тем самым, снижая опасность быть съеденной. В свою очередь, хищник стремится стать крупнее, или, если это не удаётся, то переходит на другую жертву.

\*От греч. *helis* (*helikos*) – *спираль, улитка*.

\*\*От лат. *passio* – *страдание*.

**Краниопагия.** От лат. *cranium* – *череп* и редуцированное *патология*. Внутриутробная патология развития при многоплодной беременности, приводящая к сращиванию головами близнецов, которых называют *краниопагами*.

**Краниопаты.** От лат. *cranium* – *череп* и греч. *pathos* – *страдание*. Сросшиеся головами близнецы.

**Краниосиностоз.** От греч. *kranion* – *череп*, *syn* – *вместе*, *osteon* – *кость* и *-osis* – *состояние*. Преждевременное сращение швов черепа, проявляющееся как его деформация уже в первые месяцы жизни новорождённого. В зависимости от того, какие швы срастаются раньше, череп может быть удлинённым спереди назад (голова в виде буханки хлеба) или быть широким и коротким, а также быть асимметричным или остроконечным (шлемообразным, или башенным\*). Клинически *краниосиностоз* может проявляться высоким внутричерепным давлением и нарушениями психического развития ребёнка.

\*Акроцефалическим, где греч. akros – *самый высокий* и kephale – *голова*.

**Краснуха\***. Инфекционное заболевание, вызываемое *вирусом краснухи*, который относится к роду *Rubivirus*\*\* семейства тогавирусов (см. **Тогавирусы**). Если вирус краснухи поражает женщин в течение первого триместра беременности, то резко возрастает риск рождения детей с тяжёлыми патологиями сердца, катарактой и глухотой. Заражение на более поздних сроках менее опасно, но может привести к ювенильному (ювенильному) сахарному диабету и проблемам с интеллектуальным развитием ребёнка. Синоним – “*немецкая корь*”, *коровая краснуха*.

\*В 1960-х гг. после эпидемии краснухи в США родилось около 20 000 детей с различными врождёнными уродствами.

\*\*От лат. rubeo – *красный*.

**Краспедий**. От англ. craspedim < греч. krasí – *склад, характер* и лат. pedes (pes) – *пеший*. Членистый плод.

**Крахмал\***. Запасный растительный полисахарид глюкозы (резервный гомополимерный углевод), состоящий из двух компонентов – *амилозы* (15–20%), имеющей неразветвлённую спиральную структуру и *амилопектина* (80–85%), образованного разветвлёнными цепями, включающими 25–30 остатков глюкозы. Моносахаридные остатки глюкозы в крахмале соединены  $\alpha$ -глюкозидными связями. Такой гомополимер называют *глюкозаном*, или *глюканом*. Синонимы – (англ.) *farina, starch* (мука, крахмал), греч. *amylon, парамил* (зёрна парамила содержатся, например, в цитоплазме у простейшего эвглени (Euglena).

\*В русском языке слово *крахмал* было заимствовано из польского языка, где оно звучит как “*крухмал*” (“*крохмал*”). В свою очередь, в польский язык оно проникло из немецкого (*krochmal* < нем. *Krafmehl* – *сильная мука*) и на протяжении XVIII века вытеснило исконно русское название этого продукта – “*скорбило*”. В английском языке слово *крахмал* – *faecula* (второе значение этого слова – *осадок*) является однокоренным неблагозвучному для нашего уха слову *фекалии*.

**Краудинг**. От англ. crowding – *переполнение* (crowded – *битком набитый, переполненный*). Явление изменения физико-химических свойств растворённых веществ из-за присутствия в растворах макромолекул (прежде всего, белков, нуклеопротеидов и полисахаридов). В “переполненном” пространстве раствора среднее расстояние между макромолекулами может быть меньше их собственного размера. В результате объём, занятый растворёнными молекулами, становится недоступным для других молекул. Отсюда следует, что любые реакции, зависящие от доступного объёма, могут быть чувствительными к эффекту краудинга. Внутриклеточное пространство можно считать “переполненным” раствором, характеризующимся своеобразной теснотой, следствием которой является уменьшение случайностей в распределении внутриклеточных частиц, что, в свою очередь, приводит к уменьшению энтропии цитоплазмы.

**Креатин.** От греч..  *kreatinos – мясной, полученный из мяса.* Азотсодержащее вещество –  $\beta$ -метилгуанидиноуксусная кислота – компонент скелетных мышц позвоночных. Содержится в основном в виде фосфокреатина (креатинфосфата) – вещества, запасующего энергию в мышечных клетках, а также нейронах головного мозга в результате ферментативного взаимодействия креатина с АТФ под действием креатинкиназы\* (см. **Креатинкиназа**). Небольшие количества фосфокреатина содержатся также в крови, почках, печени и гладких мышцах.

\*Фосфокреатин – химический аккумулятор энергии в мышечных волокнах (креатин + АТФ  $\leftrightarrow$  креатинфосфат + АДФ).

**Креатинин.** От греч..  *kreatinos – мясной, из мяса.* Ангидрид креатина, возникающий в результате спонтанного распада фосфокреатина (образуется в результате неферментативной дегидратации и дефосфорилирования креатинфосфата). Представляет собой конечный продукт обмена у млекопитающих, подлежащий удалению из организма через почки.

**Креатинкиназа.** От греч..  *kreatinos – мясной, из мяса* и  *киназа.* Фермент, катализирующий высокоэнергетическую реакцию, обеспечивающую энергией мышечное сокращение (см. **Креатин**).

**Креатинурия.** От греч..  *kreatinos – мясной, из мяса (креатин),. uron – моча* и  *-ia – условия.* Повышенное выделение креатинина с мочой, характерное для интенсивной мышечной активности, а также при увеличении мышечной массы (например, у спортсменов) (см. **Креатин, Креатинин**).

**Креационизм.** От лат.  *creatio – сотворение, создание.* Концепция возникновения жизни в результате уникального акта творения. Поскольку, согласно концепции, акт сотворения мира Богом был в прошлом лишь однажды, ни опровергнуть, ни доказать акт креационизма невозможно. В качестве одного из основных примеров (аргументов) против эволюционного механизма развития жизни креационисты долгое время использовали такой орган, как глаз, который якобы демонстрирует “сложность, не поддающуюся упрощению” (или, по-другому, “комплексность, не поддающаяся упрощению”), поскольку такая сложная система не могла появиться естественным путём из более простых (промежуточных) форм. Следует отметить, что с эволюцией глаза учёные уже почти разобрались и в этом помогли исследования, проведённые на круглоротых, или агнатах (миногах и миксинах).

**Крепитация.** От лат.  *crepitus – звук хрипа,* напоминающий шум, возникающий при трении волос между пальцами (лат.  *crepitare – хрустеть*). 1. Звук, прослушиваемый при некоторых заболеваниях лёгких. 2. Звук хруста костных обломков при переломах. 3. Звук, возникающий при трении повреждённых хрящевых поверхностей в суставах. Синоним (англ.) –  *cracling – хруст.*

**Кретин.** От фр. cretin < chretien – *безгрешный\**. Индивидуум, страдающий кретинизмом.

\*Слово произошло от лат. Christian – последователь Иисуса Христа, где греч. Christos – *помазанник*.

**Кретинизм.** От фр. cretin < chretien – *безгрешный*. Заболевание, характеризующееся выраженным слабоумием и отставанием физического развития, возникающее на фоне недостаточности функции щитовидной железы (*агенезии* железы\* или её *гипотиреоза* из-за недостатка поступления в организм йода\*\*) в детском возрасте. Отличительные морфологические признаки заболевания – задержка роста (кретины всегда низкого роста, но рыхлые и грузные), с нарушением пропорций тела (см. **Аппозиция**) и задержкой полового развития. Язык при кретинизме сильно увеличен и не помещается во рту. Кретинизму часто сопутствуют и признаки *микседемы* (см. **Микседема**, **Тироксин**).

\*Врождённый кретинизм, развивающийся на фоне врождённого атиреоза, в результате отсутствия щитовидной железы. Такие люди не научаются даже говорить (см. **Агенезия щитовидной железы**).

\*\*В Европе в прошлые века наибольшее число кретинов было среди альпийских пастухов, поскольку в Альпах вода практически не содержит йода. Кроме того, некоторые формы кретинизма наследуются.

**Криобанк.** От греч. kryos – *холод*. Совокупность замороженных и хранящихся в специальных криогенных ёмкостях с жидким азотом (–196 °С) клеток различного происхождения (растительных, животных, микроорганизмов), мембранных структур и субклеточных органелл, а также половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов) и целых эмбрионов.

**Криобиология.** От греч. kryos – *холод*. Наука, в задачи которой входит разработка способов длительной консервации биологических объектов с сохранением их жизнеспособности путём глубокого замораживания. С замораживанием микроорганизмов, отдельных эукариотических клеток (клеточных культур), яйцеклеток и сперматозоидов, а также ранних эмбрионов наука справилась давно, но совсем по-иному обстоит дело с замораживанием макроорганизмов млекопитающих. Это одна из труднейших биологических проблем, поскольку вода в тканях, замерзая, образует кристаллы льда, разрушающие клеточные мембраны, что несовместимо с жизнью. Однако некоторые многоклеточные организмы способны переносить заморозку. Так в прибрежных водах Чукотки обитает рыбка *далия*, которая легко переносит полное замораживание; при этом её внутренние органы не твердеют и сохраняют эластичность. Показано, что организмы, способные переносить замораживание, содержат значительные количества природных криопротекторов (см. **Криопротекторы**).

**Криоинтерстициальная флора (фауна).** От лат. cryo < греч. kryos – *холод* (лёд) и лат. interstitium – *промежуток*. Совокупность организмов, обитающих во льду. Обнаружено 112 видов, из них три вида

доминирующие. Ледовая флора кормит криль, который в буквальном смысле выскабливает изо льда водоросли и переваривает их с помощью бактерий, обитающих в кишечнике.

**Криопелагическая фауна (флора).** От греч. *kryos* – *холод* и *pelagios* – *живущий в море* (*pelagos* – *море*). Совокупность организмов, обитающих подо льдом.

**Криопротекторы.** От греч. *kryos* – *холод* и лат. *protector* – *защитник*. Вещества, входящие в состав криозащитных сред и способные предотвращать развитие повреждений биологических объектов при их замораживании и последующем оттаивании (отогреве). К криопротекторам относятся вещества принадлежащие к разным классам химических соединений: многоатомным спиртам (глицерин\*, этиленгликоль,  $\alpha$ -пропиленгликоль), амидам (диметилацетамид), оксидам (диметилсульфоксид – ДМСО (DMSO)), искусственным полимерам (поливинилпирролидон, полиэтиленгликоль, оксиэтилированный крахмал). Синоним – *криофилактики*.

\*У некоторых насекомых, устойчивых к холоду (например, у канадского наездника *Bracon cerphi*, переносящего  $-20^{\circ}\text{C}$ ), в тканях скапливаются значительные количества глицерина (25 % от живого веса), образующегося из гликогена.

**Криофилактики.** От греч. *kryos* – *холод* и *phylaxis* – *защита* (протекция). Криозащитные вещества, уменьшающие размеры и число кристалликов льда, и токсические эффекты обезвоживания клеток при их заморозке. Синоним – *криопротекторы*.

**Криофильная флора.** От греч. *kryos* – *холод* и *philia* – *склонность*. Флора, приспособленная к суровым условиям обитания с низкими температурами среды. Синоним – *морозоустойчивая флора*.

**Криофиты.** От греч. *kryos* – *холод* и *phyton* – *растение*. Растения, произрастающие в холодных и сухих местах обитания.

**Криопонтическое сообщество.** От греч. *kryos* – *холод* и *epi* – *сверху* (на поверхности, англ. *upon*). Сообщество организмов, обитающих на льду, а также внутри между кристаллами льда.

**Криптиды.** От греч. *kryptos* – *скрытый* и *eidos* – *сходство, вид* (внешний). Термин, обозначающий неизвестные науке животные.

**Криптобиоз.** От греч. *kryptos* – *скрытый, тайный* (*krupte* – *скрытое место, склеп*) и *bios* – *жизнь*. Состояние организма, при котором процессы распада и синтеза снижаются до самых низких значений (приближаются к нулевому уровню) в результате обезвоживания тканей. Криптобиоз используют некоторые растения и животные, например, коловратки (*Rotatoria*) и тихоходки (*Tardigrada*) для переживания неблагоприятных условий среды. В этом состоянии они чрезвычайно устойчивы к воздействию предельно низких ( $-273^{\circ}\text{C}$ ) и довольно высоких (выдерживают несколько минут  $+150^{\circ}\text{C}$ ) температур, рентгеновскому облучению и низкому давлению (см. **Анабиоз, Белок Dsup**).

**Криптозоология.** От греч. *kryptos* – *скрытый, тайный*, *zoon* – *животное* *logos* – *учение*. Раздел зоологии, собирающий сведения об организмах, неизвестных науке, например, таких как карадакский змей (Крым) или лох-несское чудовище (Великобритания), по предположению юрский реликтовый плезиозавр (см. **Рефугиумы**).

**Крипторхизм.** От греч. *krupte* – *скрытое место, склеп* и *orchis* – *яичко, семенник*. Задержка яичек, их “неопущение” у новорождённого мальчика в мошонку в результате остановки в брюшной полости или паховом канале. В большинстве случаев к 10-12 годам яички самопроизвольно опускаются в мошонку. Если этого не происходит, то развивается мужское бесплодие, поскольку для полноценного сперматогенеза требуется более низкая температура, чем внутри тела.

**Криптофиты.** От греч. *kryptos* – *скрытый, тайный* и *phyton* – *растение*. Многолетние травянистые растения с отмирающими надземными побегами, имеющие клубни, луковицы или корневища, скрытые под землёй (геофиты), в иле (гелофиты) или под водой (гидрофиты). Во время неблагоприятного для роста (вегетации) сезона не образуют вегетативных органов.

**Криптохром.** От греч. *kryptos* – *скрытый, тайный* и *chroma* – *цвет*. Пигмент, локализованный в глазах у птиц, обладающий парамагнитными свойствами и позволяющий чувствовать (в буквальном смысле видеть) магнитное поле Земли, что обеспечивает пространственную ориентацию при дальних перелётах.

**Крипты кишечные.** От греч. *krupte* – *скрытое место, склеп* (*kryptos* – *скрытый, тайный*). Трубочатые углубления (впячивания, или инвагинации) эпителия в слизистой оболочке ободочной и прямой кишок, увеличивающие во много раз площадь поверхности толстого отдела кишечника. В глубине каждой крипты находятся пролиферирующие стволовые унипотентные клетки, при делении которых образуются эпителиальные клетки нескольких типов, восполняющие потерю\* постоянно сущивающихся дифференцированных клеток, выстилающих кишку.

\*Эпителиальные клетки в толстом отделе кишечника живут от 3 до 6 дней, а затем сущиваются и погибают. Увеличение пролиферативной активности стволовых клеток или снижение скорости отмирания эпителия ободочной кишки в результате возникновения определённых мутаций (чаще в гене *APC*) приводит к возникновению новообразований (см. **Колоректальный рак, Новообразование**).

**Кристаллины.** От лат. *crystallum* < греч. *krystallos* – *горный хрусталь* и *protein* – *белок*. Семейство белков ( $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -кристаллины), обеспечивающих преломление света хрусталиком глаза\* (*lens* – *линзой, чечевишкой*). С нарушением их нативной структуры (чаще обусловленной неэнзиматическим гликозилированием и повреждениями УФ-светом) связано развитие *катаракты* (см. **Катаракта**). Кристаллины синтезируются как недифференцированными эпителиальными клетками

линзы, так и дифференцированными (безъядерными) линзовыми волокнами. Синоним – *филензины* (см. **Филензины, Факинин**).

\*Глазной хрусталик, как структура, пропускающая свет, формируется в процессе эмбриогенеза специальными эпителиальными клетками, прозрачность которых достигается ликвидацией в них ядра, митохондрий и других органелл и заполнением цитоплазмы белками кристаллинами. Кстати, кристаллины – самые старые и самые долгоживущие белки в нашем организме. (S. Bassnett. Lens organelle degradation. *Exp. Eye Res.*, 2002, v. 74, p. 1–6.)

**Кристы.** От лат. *crista* – *гребень* (у птиц). В цитологии смежные листовидные складки (впячивания), образованные внутренней мембраной митохондрий, которая в результате становится значительно больше по площади, чем наружная мембрана. У многих простейших, а также в клетках, продуцирующих стероидные гормоны у млекопитающих, кристы представлены в виде трубочек (тубул) (см. **Кардиолипин**). С кристами связаны многие митохондриальные комплексы ферментов, участвующих в транспорте электронов, называемые “дыхательной цепью”, или “цепью электронного транспорта” (ЦЭТ), и сопряжённого с ней синтеза АТФ\*, что увеличивает их эффективность.

\*Обеспечивается полисубъединичными мембранными АТФазами, предстающими под электронным микроскопом в виде грибовидных “элементарных частиц”.

**Критические периоды.** Термин из возрастной физиологии и нейробиологии, означающий периоды интенсивного развития у ребёнка определённых органов, систем органов и головного мозга, протекающие в младенческом или подростковом возрастах. Существуют определённые критические периоды для формирования зрения, слуха, освоения языка, установления социальных связей и навыков межличностных контактов через активное взаимодействие мозга с внешним миром, когда в нём формируются необходимые межнейронные связи (нейронные сети). Критические периоды – это периоды наивысшей пластичности мозга. Недаром народная мудрость говорит, что всему – своё время. Хотя следует отметить, что мозг меняется не только в детстве, он подвержен непрерывным изменениям, протекающим всю жизнь человека при усвоении им любых новых навыков и знаний. В этом и выражается его пластичность. В настоящее время учёные пытаются реализовать идею перезапуска критических периодов для восстановления пластичности мозга путём подсадки соответствующих эмбриональных стволовых клеток, например, тех, из которых образуются ГАМК-эргические нейроны, или путём снятия ограничителей, препятствующих перезапуску критических периодов (см. **Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК, ГАВА), Перинейрональная сеть, Гистондеацетилаза**).

**Кроссбридинг.** От англ. *cross* – *скрещивание* и *breeding* – *разведение*. Межпородное скрещивание, проводимое в селекции животных.

**Кроссинговер\***. От англ. crossing-over – в буквальном смысле “*через пересечение*”, *перекрёст*. Механизм, ведущий к обмену генами между хроматидами гомологичных (материнских и отцовских) хромосом; основан на взаимном обмене участками конъюгирующих хромосом в результате разрыва нитей ДНК в хроматидах, приводящего к рекомбинации или перераспределению генов, локализованных в этих участках. Для кроссинговера характерны следующие стадии: 1. Разрыв молекулы ДНК. 2. Перекомбинация разорванных концов. 3. Репаративное сшивание концов. 4. Коррекция. Кроссинговер – это нормальный и даже обязательный процесс, а также главный механизм генетической комбинативной изменчивости; характеризуется когезией плеч хромосом и их максимальной конденсацией\*\* (см. **Конденсины**, **Конденсация хроматина (интерфазных хромосом)**). Происходит в профазе мейоза I и относится к эволюционно консервативным процессам, обеспечивающим точность генетических механизмов (см. **Пахитена**). В классической экспериментальной генетике *кроссинговер* использовался для картирования генов и построения генетических карт хромосом (см. **Хромосомная карта**). Относительное расстояние между генами выражают в % перекрёста\*\*\* и находят по формуле: число кроссоверных особей/общее число особей × 100 %. Синонимы – *хиазма*, *перекрёст*.

\*Термин предложен в 1911 г. Т. Х. Морганом.

\*\*W.W. Lam et al., Condensin is required for chromosome arm cohesion during mitosis. *Genes Development*, 2006, v. 20, p. 2973–2984.

\*\*\*Существует простая связь между частотой кроссинговера и расстоянием между генами; чем дальше расположены гены на хромосоме, тем выше вероятность их кроссинговера и наоборот.

**Кроссинговер неравный**. Событие перекрёста, при котором точки рекомбинации находятся не в идентичных локусах двух родительских молекул ДНК.

**Кросс-линкинг**. От англ. cross – *скрещивание*, *перекрёст* и link – *связь*, *соединение*. Буквально, “поперечная сшивка”. Случайные свободнорадикальные реакции, приводящие к возникновению побочных химических связей, выводящих из строя липиды мембран, структурные, регуляторные и ферментативные белки. К таким реакциям можно отнести неэнзиматическое гликозилирование и окисление молекул коллагенов, приводящее к развитию остеохондроза, ригидности сосудистой стенки, сморщиванию кожи, а также кристаллинов, приводящее к катаракте. Считается, что многие патологические изменения в организме, связанные со старением (если старение рассматривать как болезнь), в частности, атеросклероз, дегенерация, нейродегенерация и т. д. в своей основе обусловлены свободнорадикальными реакциями.

**Кротон (Croton\*)**. Род растений семейства молочайных (деревья, кустарники и травы), произрастающие в тропиках и субтропиках, многие из которых ядовиты. Из семян некоторых из них получают *кротоновое масло*, обладающее сильным слабительным и раздражающим слизистые

оболочки действием, и содержащее *форболовый эфир*, обладающий *кокканцерогенным действием* на клетки (см. **Опухолевые промоторы**).

\*Ныне город Crotone (Кротона), расположенный на восточном побережье, где обитало племя Бруттии (современная Калабрия, Италия) – когда-то место жительства Пифагора.

**Круп (англ. croup)\*.** Острый ларинготрахеобронхит. Воспаление лёгких у детей, обычно характеризующееся поражением одной доли. Круп сопровождается грубым кашлем и охрипlostью голоса. Основная причина крупа – вирусы парагриппа 1-го и 2-го типа. Синоним – *крупозное воспаление лёгких*.

\*Не путать с крупом (фр. croupe) лошади!

**Ксантин.** От греч. xanthos – *жёлтый*. 1. Продукт окисления гуанина или гипоксантина, являющийся предшественником мочевой кислоты. Присутствует в моче и содержится во многих органах. 2. Жёлтый растительный пигмент.

**Ксантинурия.** От греч. xanthos – *жёлтый*, uron – *моча* и -ia – *условия*. Наследственное аутосомно-рецессивное нарушение метаболизма пуринов, обусловленное дефектом фермента ксантиноксидазы. Приводит к увеличению экскреции оксипуринов (гипоксантина и ксантина), образованию ксантиновых камней в почках и гипоурикемии (снижению скорости образования уратов).

**Ксантодермия.** От греч. xanthos – *жёлтый*, derma – *кожа* и -ia – *условия*. Жёлтая окраска кожи различной этиологии. Синоним – *ксантохромия*, где греч. chroma – *цвет*.

**Ксантозин.** От греч. xanthos – *жёлтый*. Рибонуклеотид, содержащий в своём составе ксантин. Продукт дезаминирования гуанозина, в котором атом кислорода замещает группа -NH<sub>2</sub>.

**Ксантома.** От греч. xanthos – *жёлтый* и oma – *вздутие, опухоль*. Узелки или бляшки жёлтого (восковидного) цвета, состоящие из разросшихся гистиоцитов и образующиеся обычно на коже или слизистых оболочках. Содержат значительные количества неметаболизируемых (“инертных”) липидов. К таким липидам, в первую очередь, относится холестерин, обладающий прочным “скелетом”, не поддающимся воздействию литических ферментов\*. Именно прочностью “скелета” холестерина объясняется его присутствие в больших количествах в фагоцитирующих клетках, например, в макрофагах при *ксантогранулёме*. Ранние ксантомы – характерный признак гомозиготной семейной гиперхолестеринемии (см. **Семейная гиперхолестеринемия**).

\*Лишь некоторые ферменты кишечных бактерий способны разрывать стерольный “скелет”.

**Ксантоматоз.** От греч. xanthos – *жёлтый*, oma – *вздутие, опухоль* и -osis – *состояние*. Состояние, характеризующееся множественными ксантомами (диссеминированная ксантома). Обычно проявляется

на локтях и коленях, а также на слизистых оболочках. Синоним – *жировой гранулёматоз*.

**Ксантофиллы.** От греч. *xanthos* – *жёлтый* и *phyllon* – *лист*. Жёлтые растительные пигменты – каротиноиды, содержащие в своей молекуле кислород. К ним относятся *аллоксантин*, *лороксантин* (пигмент зелёных водорослей, например, *Botryococcus braunii*) и *изорениератин*.

**Ксеноантигены.** От греч. *xenos* – *чужой* и *антигены*. Чужеродные антигены. Тканевые и клеточные антигены, отличающиеся от антигенов иммунизируемого реципиента на видовом уровне (см. **Антигены**).

**Ксеноблаптоны.** От греч. *xenos* – *чужой* и *blaptona* – *повреждать*. Токсические вещества (телергоны), вырабатываемые паразитами, и служащие для химического воздействия на живую среду обитания (организм хозяина). Вызывают определённые изменения в метаболизме, строении и функциях организма хозяина, а также влияют на процессы его роста, развития и размножения, и даже могут изменять поведение хозяина. Ксеноблаптоны подразделяются\* на: 1. Гистолизины. 2. Антиферменты. 3. Трофагогоны. 4. Тилакогены (см. **Телергоны**, **Токсоплазма**, **Токсоплазмоз**).

\*Подразделение предложил в 1958 г. советский биолог Я. Д. Киршенблат.

**Ксенобиотики (Кб).** От греч. *xenos* – *чужой* и *bios* – *жизнь*. Чужеродные вещества (в том числе рукотворные химические соединения), попадающие в организм, которые данный организм не может использовать, и которые, к тому же, могут принести ему вред. Другими словами, вещества не эндогенного происхождения, действующие как токсины или как фармакологически, или эндокринологически активные. В организме человека и животных существуют специальные системы защиты от Кб. В их число входят: 1. Система барьеров, препятствующих проникновению ксенобиотиков внутрь (гистогематические барьеры – гематоэнцефалический, гематотестикулярный, плацентарный и т. д.). 2. Транспортная система для выведения из организма Кб (откачивающая Кб из тканевой жидкости в кровь), например, хорионидное сплетение в желудочках мозга, клетки которого переносят в кровь из ликвора Кб. 3. Система ферментов, превращающая токсичные Кб в менее токсичные или безвредные и легче выводимые из организма. Так, в печени обезвреживаются даже ароматические полициклические углеводороды, обладающие канцерогенными свойствами (недаром существует воротная система кровотока из кишечника только через печень). 4. Система тканевых депо, в которых Кб “консервируются”, например, в жировой ткани накапливаются галогенопроизводные углеводородов.

**Ксеногамия.** От греч. *xenos* – *чужой* и *gamos* – *брак*. Перекрёстное опыление, при котором пыльца из пыльника одного растения переносится на рыльце другого растения. Самый распространённый способ опыления

у цветковых растений. Ксеногамия возникает только при двудомности (см. **Гейтеногамия**).

**Ксеногенный.** От греч. *xenos* – *чужой* и *genan* – *порождать*. Происходящий извне, чужеродный. Например, *ксеногенный трансплантат*, *ксеногенное свойство* (см. **Ксенология**). Синонимы – *экзогенный*, *ксеногенетический*.

**Ксенология.** От греч. *xenos* – *чужой* и *logos* – *наука*. Термин отражает феномен приобретения каким-либо организмом явно чужеродных свойств, возникающих обычно за счёт горизонтального переноса генов или в результате слияния клеток. Таким свойством может быть, например, устойчивость к антибиотикам. Также хорошо известны “химерные” свойства криптоноад (см. **Химеры**).

**Ксенонуклеиновые кислоты (КсНК).** От греч. *xenos* – *чужой*. Новые искусственные молекулы, сходные по структуре с нуклеиновыми кислотами, созданные биологами-синтетиками, и обладающие, наряду с новыми особенностями, всеми свойствами, характерными для РНК и ДНК. В КсНК в качестве “перил” или остова молекулы служат не цепочки полимеризованных сахарофосфатных групп, а совершенно другие соединения, например, треоза и циклогексан.

**Ксенотрансплантация.** От греч. *xenos* – *чужой* и лат. *transplantare* – *пересаживать*. Пересадка органов или тканей между особями животных, принадлежащих к разным таксономическим группам. В 2014 г. были опубликованы результаты успешной пересадки обезьянам бабуинам сердец, полученных от трансгенных свиней\* (бабуины прожили почти 2 года). Ксенотрансплантацию проводили и у человека. Существуют публикации, в которых сообщалось, что человек жил в течение 9 месяцев с почками шимпанзе и 70 дней с печенью бабуина. Если отторжение успешно преодолено с помощью иммунодепрессантов, облучения и т. п., а также предварительного трансгенеза органов, то всё равно остаются непреодолимые пока для ксенотрансплантации препятствия – “звериные инфекции”. Скрытые инфекции обнаружены у всех видов животных. Также в геномах присутствуют интегрированные дефектные вирусы (эндогенные вирусы и транспозоны), известные также как ретротранспозоны\*\* (см. **Эндогенные вирусы**). Поэтому, ситуацию не спасёт и выращивание стерильных животных – доноров различных органов (см. **Аллоотрансплантация**). Следует отметить, что проблема дефицита донорских органов остаётся до сих пор нерешённой и потенциальные возможности ксенотрансплантации, по-прежнему не сбрасываются со счетов. Наиболее подходящим кандидатом для получения трансплантационного материала является свинья, органы которой близки по размеру человеку. Но кроме иммунного барьера непреодолимым препятствием является обилие в клетках свиньи эндогенных ретровирусных геномов. В 2015 г. американским учёным под руководством Джорджа Черча с помощью метода *геномного редактирования* удалось разрушить в 62 местах генома свиньи

потенциально опасную ДНК, что открывает возможности для использования такого обработанного материала для целей ксенотрансплантации (см. **Геномное “редактирование”**).

\*Геном свиней модифицировали таким образом, чтобы сделать невидимым для иммунной системы обезьяны (замаскировать) пересаживаемое сердце. Для этого, в частности, у свиней был удалён ген альфа-1,3-галактозилтрансферазы, “навешивающей” на клетки поверхностные углеводы, отвечающие за антигенность. Кроме того, свиньям вводили ген hCD46, отвечающий за синтез белка, предотвращающего иммунную атаку реципиента на трансплантат.

В 60-е годы XX века хирургом-трансплантологом из Питтсбургского университета Томасом Старцлом (Thomas E. Starzl) впервые были проведены операции по пересадке почек павиана шестерым пациентам с почечной недостаточностью. Ни один орган так и не прижился, и все операции закончились неудачей. Старцл является также пионером по применению иммуносупрессантов после проведения операций по трансплантации органов.

\*\*Хорошо известен активный транспозон у плодовых мушек, обозначаемый как Р-элемент, “перепрыгнувший” в 50-е годы XX века из генома *Drosophila willistony* в геном *Drosophila melanogaster*. Р-элемент рассматривается как разрушитель генов и это свойство, по-видимому, характерно для всех “молодых” транспозонов, пока они не будут “отключены” метилированием цитозинов. Метилирование ДНК в настоящее время рассматривается как процесс подавления геномных “паразитов”.

**Ксеноценные виды.** От греч. xenos – *чужой* и kainos – *новый* (ценоз). Виды, случайно попавшие в сообщество (чуждые биоценозу).

**Ксеродерма.** От греч. xeros – *сухой* и derma – *кожа*. 1. Хроническое заболевание кожи, характеризующееся чрезмерным шелушением и сухостью. Сопровождается утолщением рогового слоя кожи и снижением её выделительной способности. 2. Слабо выраженная форма ихтиоза (см. **Ихтиоз**). Синоним – *ксероз*.

**Ксеродерма пигментная.** От греч. xeros – *сухой* и derma – *кожа*. Рецессивное генетическое заболевание, обусловленное аномалией генов, отвечающих за процессы репарации ДНК, и приводящее к повышенной чувствительности кожи к канцерогенному действию ультрафиолетовых лучей. Проявляется у детей сыпью и пигментными пятнами (по типу веснушек) на открытых участках кожи, с последующими атрофическими изменениями кожи (глянцевая кожа), с телеангиэктазиями и распространённым кератозом. Часто сопровождается злокачественным перерождением (см. **Ксеродерма**). Синонимы – *меланома ретикулярная прогрессирующая, прогрессирующий ретикулярный меланоз Пика*.

**Ксероморфность.** От греч. xeros – *сухой* и morphe – *форма*. Формирование у растения анатомических признаков засухоустойчивости. *Ксероморфность* также свойственна растениям, произрастающим

на солончаках и мёрзлых почвах, в результате чего создаётся физиологическая сухость, а также для болотных растений\* (см. **Ксерофиты, Психрофиты**). Синоним – *ксероморфизм*.

\*Парадоксальная ксероморфность болотных растений вызвана выраженным недостатком минерального питания.

**Ксероморфы.** От греч. *xeros* – *сухой* и *morphe* – *форма*. Организмы, приспособленные к недостатку влаги. Синоним – *ксерофильные организмы*.

**Ксерофильные организмы.** От греч. *xeros* – *сухой* и *philia* – *склонность* (*phileo* – *люблю*). Организмы сухих местообитаний (пустынь, прибрежных дюн) с недостатком воды в почве и воздухе.

**Ксерофиты.** От греч. *xeros* – *сухой* и *phyton* – *растение*. Растения, обитающие в засушливых районах степей, полупустынь и пустынь, обладающие характерными анатомическими и морфологическими признаками (ксероморфизм), обеспечивающими их приспособление к экономному расходованию влаги, а также устойчивость к обезвоживанию и перегреву (засухоустойчивые растения). На территории России преобладают *ксерофиты*, у которых ксерофитная структура отражена в более узких, сухих и жёстких листьях и стеблях (см. **Склерофиты**). Важная группа ксерофитов России представлена полынями, у большинства из которых, листовая пластинка сильно рассечена и листья густо покрыты волосками, препятствующими испарению воды, как например, у многолетней полыни *Artemisia maritima*.

**Ксерофтальмия.** От греч. *xeros* – *сухой* и *ophthalmos* – *глаз*. Сухость роговой оболочки глаза, развивающаяся, например, при дефиците витамина А (ретинола).

**Ксилофаги.** От греч. *xylon* – *древесина* и *phagos* – *пожирать*. Животные, питающиеся исключительно древесиной. Типичные представители – жуки-дровосеки (в просторечии, “усачи”).

**Ксилофиты.** От греч. *xylon* – *древесина* (срубленное дерево) и *phyton* – *растение*. Грибы, использующие в качестве пищевого субстрата древесину. Ксилофиты подразделяются на *сапрофиты* – питаются мёртвой древесиной и *паразиты* – поражают древесину живых растений. Типичными представителями ксилофитов являются, например, берёзовые трутовики, которые в старину из-за похожести на копыто считались порождением дьявола (дьявольские копыта).

**Ктеноидный.** От греч. *ktena* – *гребень* и *eidos* – *сходство, вид*. Ктеноидная форма чешуи у некоторых видов костных рыб, на которой годовые кольца предстают в виде овальных гребешков (см. **Ганоидный, Циклоидный**).

**Ктенидии.** От греч. *ktena* – *гребень* и *eidos* – *сходство, вид*. Первичные (настоящие) жабры у моллюсков. У брюхоногих моллюсков\* (улиток) – это парные органы, расположенные по бокам от анального отверстия. Каждый ктенидий состоит из удлинённой осевой структуры, по бокам которой располагаются перистые лепестки. Во взрослом

состоянии у большинства моллюсков один ктенидий частично или полностью редуцируется, а сохранившийся ктенидий часто прирастает вдоль стенки мантии, теряя ряд лепестков.

\*Дыхательная система у водных брюхоногих моллюсков представлена не только ктенидиями, но и вторичными (адаптивными) жабрами. В зависимости от того, как ктенидии располагаются относительно сердца, различают два подкласса брюхоногих моллюсков – переднежаберных (жабры находятся впереди сердца) и заднежаберных.

**Ктенофоры.** От греч. *ktena* – *гребень* и *phoros* – *несущий*. Класс морских кишечноротовых животных с восемью продольными рядами гребневых пластинок по бокам тела. Синоним – *гребневики*.

**Куколка.** Стадия эмбрионального развития насекомых, на которой происходит развитие личинки во взрослую особь (“имаго”). В куколке происходит гистолитическая деградация личиночных тканей и органов и формирование (гистолитический метаморфоз\*) из имагинальных дисков тканей и органов взрослого насекомого: крыльев, 3-х пар ног, антенн, глаз, гениталий (см. **Гистолитический метаморфоз, Имагинальные диски, Имаго**). Обычно куколки неподвижны, исключение составляют только куколки комаров. Синонимы – лат. *пура*, англ. *chrysalis*.

\*Например, у жуков, бабочек, перепончатокрылых и двукрылых в процессе гистолитического метаморфоза разрушаются кишечник, жировое тело, гиподерма и мышцы личинки, но почти сохраняются кровеносная и нервная системы.

**Кулига.** Старорусское слово, означающее *стаю птиц, кучку, клин земли, ровное место*\*. Плотные скопления нифм (личинок) у стадных (перелётных) форм саранчи, возникающие в результате так называемого “эффекта группы”, в которых они как бы “маршируют” плотной массой, буквально, держась, бок о бок около друг друга. При этом насекомые, объединённые в кулигу, изменяют свою форму и окраску. Формирование кулиги регулируется специальными летучими веществами – *экзогормонами*, а также повышенной концентрацией внутри кулиги CO<sub>2</sub>. Кулиги возникают в местах массового выплода саранчовых, в которых не хватает пищи.

\*См. словарь В. И. Даля.

**Ку-лихорадка (Q-fever).** Высокопатогенный риккетсиоз\*, первоначально встречавшийся среди австралийских скотоводов и обработчиков шкур (заболевание впервые обнаружено в Квинсленде\*\* в 1937 г.), а затем распространившийся в разных странах (может передаваться через коровье молоко, при вдыхании заражённой биоматериалами пыли, а особенно много риккетсий содержат плацента и околоплодная жидкость заражённых коров и овец). Заболевание сопровождается гриппоподобными симптомами (сильной головной болью, кашлем, ознобом и режущей сыпью); у 50% инфицированных людей развивается пневмония (см. **Риккетсии**).

\*Возбудитель *Coxiella burnetii*, обладающий высокой приспособительной лабильностью к разным хозяевам и использующий разные способы передачи в различных частях света.

\*\*Queensland – штат на Северо-востоке Австралии, откуда заболевание и получило своё название. Согласно другой версии название Q-fever образовано от англ. query – *вопрос*, поскольку первоначально был неясен вопрос о возбудителе.

**Культивары.** От фр. *cultiver* – *возделывать, обрабатывать*. Растения, которые существуют только в культуре. Примерами могут быть двухцветковые формы растений, в частности, подсолнухи-мутанты *Teddy bear* (“медвежонок”), похожие на гигантский одуванчик. Синоним – *культигены*.

**Культигены.** От нем. *Kultur* < фр. *culture* < лат. *culture* – *культура* и *genos* – *род*. Виды, существующие только в культуре.

**Культуры Bt (Bt-культуры).** От лат. *Bacillus thuringiensis*. Генетически модифицированные растения, содержащие гены инсектицидных токсинов, продуцируемых бактериями вида *Bacillus thuringiensis*. Гусеницы, питающиеся такими растениями, погибают от яда, активирующегося в их кишечнике (яд буквально продырявливает стенку кишечника). В эту группу попадают также москиты и некоторые жуки (токсин убивает личинки колорадского жука, и не очень эффективно западного кукурузного жука, а также кукурузного мотылька).

**Кумулюсные клетки.** От лат. *simulus* – *куча, гряда*. Клетки, окружающие ооцит; выполняют трофическую функцию.

**Кумулятивное действие мутаций.** От лат. *simulo* – *собираю, накапливаю*. Суммарное действие мутаций, возникающих более чем в одном гене и подчиняющихся *дигенному* или *полигенному* (сложному по характеру) наследованию. Обычно пороки развития вызываются кумулятивным действием мутаций.

**Кумулятивная полимерия.** От лат. *simulo* – *собираю, накапливаю* и греч. *polymeria* – *многообразие, наличие многих частей*. Явление, при котором происходит суммирование одинакового действия неаллельных генов на признак. Соответственно, есть *некумулятивная полимерия*, при которой одинаковое действие генов на признак не суммируется (см. **Полимерия**). Пример кумулятивной полимерии – наследование интенсивности пигментации, от которой зависит цвет кожи. Синоним – *аддитивная полимерия*.

**Кумуляция.** От англ. *simulation* – *накопление, скопление* < лат. *simulo* – *накапливаю, наполняю* (*simulus* – *куча, гряда*). Накопление, например, кумуляция в организме какого-либо лекарственного вещества.

**Купула.** От лат. *cupula* – *бочонок*. Покровная желеподобная мембрана, расположенная в ампуле полукружных каналов вестибулярного аппарата (вестибулярного лабиринта) позвоночных и перекрывающая их. При поворачивании головы купула смещается (изгибается) под действием потока жидкости в канале. Это движение воспринимают волосковые

клетки чувствительных гребешков (крист) и преобразуют его в электрические сигналы, которые передаются вестибулярными нервными волокнами в мозг.

**Кураре.** Смесь ядовитых алкалоидов *кураринов*, которую издавна использовали индейцы племён Оди и Матис, живущие в бассейне реки Амазонки, а также аборигены Гайаны и Суринама для изготовления ядовитых наконечников стрел и дротиков для духовых трубок. Представляет собой сгущённые экстракты (с консистенцией пасты) сока южноамериканской лианы рода “стрихнос” (сем. логаниевых), которую называют *чилибухой*. Главное вещество кураре – *турбокуранин*. Кураре подавляет чувствительность постсинаптической мембраны к ацетилхолину, занимая его место на рецепторах, и тем самым, приводит к расслаблению мышц (их параличу) (см. **Аналептики, Стрихнин, Ацетилхолин**).

**Курли.** От англ. *curli* – *волнистый, изогнутый*. Поверхностные белки некоторых штаммов *E. coli* и *Salmonella*, которые способствуют связыванию бактерий с клетками эндотелия, белками плазмы (в частности, с коагуляционным фактором XII) и экстрацеллюлярными белками, например, фибронектином. Считается, что белки *курли* отвечают за образование тромбов при сепсисе (диссеминированное внутрисосудистое свёртывание, ДВС-синдром), вызванном этими бактериями.

**Куркумин.** От названия индийской пряности *куркума* (турмерик), получаемой из корневищ растения *Curcuma longa* – главного компонента приправы *карри* (содержит также чеснок и жгучий перец). Соединение из группы растительных антифидантов – биофлавоноид-антиоксидант с широким спектром физиологического действия – активатор “*липидных сенсоров*” макрофагов\*, в результате чего “агрессивные” макрофаги М1 превращаются в “миролюбивые” макрофаги М2, участвующие в процессах восстановления тканей, повреждённых свободными радикалами (см. **Антифиданты, Макрофаги пенистые, Факторы некроза опухолей (ФНО- $\alpha$  (TNF- $\alpha$ ), ФНО- $\beta$  (TNF- $\beta$ ))**). В клетках головного мозга куркумин вызывает лёгкий стресс, приводящий к выработке антиоксидантных ферментов, защищающих мозг от повреждений. Куркуминовый стресс также снижает гиперактивность нейронов, наблюдающуюся при повреждениях мозга и инсультах (см. **Гормезис**).

\*Группа белковых ядерных рецепторов, способных взаимодействовать с липидами.

**Кутикула.** От лат. *cuticula* – *кожища* < *cutis* – *кожа, мягкая оболочка*. 1. У животных – плотное образование на поверхности кожи. 2. У паразитических нематод – бесклеточное вещество на поверхности тела, обладающее устойчивостью к пищеварительным ферментам. 3. У членистоногих (насекомых) – внешний скелет (“панцирь”)\* – прочное и гибкое наружное покрытие тела, состоящее из *эпикутикулы*

и *прокутикулы*, лежащих на эпидермальном слое клеток (эпидермисе). В состав эпикутикулы входят белки, связанные с танинами, фенолы, хиноны, токсичные липиды, свободные жирные кислоты и кутикулярные углеводороды. Слой прокутикулы состоит в основном из *хитина* и белков, связанных с танинами. В состав кутикулы у насекомых также входят *склеротин* (структурный компонент) и пигмент *меланин*, который не только определяет цвет кутикулы, но служит её структурным компонентом (см. *Эпикутикула*). 4. У растений – тонкая плёнка на поверхности листьев и стеблей, образованная растительными восками и кутином, покрывающая барьерную (или пограничную) ткань эпидерму и защищающая её от повреждений и высыхания (см. **Кутины**). Кутикула отсутствует на растущих корнях.

\*Возникновение внешнего скелета привело у членистоногих к появлению многократных линек, заключающихся в смене старого хитинового панциря новым панцирем, большего размера.

**Кутикулярная меланизация.** При повреждении кутикулы у насекомых или при проникновении через неё паразитов (патогенов), а также при кутикулярном инцистировании паразитов включается ферментативный каскад активации *фенолоксидаз*, приводящий к синтезу меланина. Кутикулярная меланизация представляет один из механизмов, обеспечивающих резистентность насекомых к патогенам (см. **Меланизация**).

**Кутикулярный эпителий.** Эпителий, возникающий, когда кутинизация захватывает всю оболочку клетки целиком. При избыточном откладывании кутина возможно образование вздутий – “кутиновых цистолитов”.

**Кутины.** От лат. *cutis* – *кожа, мягкая оболочка*. Высокополимерные соединения оксикарбоновых кислот (эфиров гидроксикислот), характеризующиеся сетчатой структурой и содержащие способные к этерификации группы. Откладываются, как и восковой слой, на внешней поверхности оболочек эпидермальных растительных клеток (на срединной пластинке с наружной стороны), формируя относительно непроницаемую кутикулу (процесс кутинизации). Кутины относятся к *адкрустирующим* веществам, откладывающимся в виде тонких ламелл снаружи первичной оболочки клетки. Подвержены омылению в 5 %-ном метаноловом растворе КОН\* (см. **Суберины, Спорополленины**). Кутины, как и растительные воска, играют защитную роль и препятствуют потере воды листьями растений. Особенно развит кутиновый слой у высокогорных растений, например, на иглах высокогорных сосен. Здесь он необходим для защиты растений от повреждающего действия УФ-света.

\*Кутины листьев длительно противостоят процессам распада. Кутиназы обнаружены только у некоторых грибов.

**Кювез.** От фр. *cuvese* – *наседка*. Инкубатор для новорождённых недоношенных детей.

**Кэппинг.** От англ. capping – *формирование шапочки*. 1. Образование и латеральное перемещение кластеров рецепторов\* в плазматической мембране в сторону окаймлённой ямки, как первый этап очистки мембраны от рецепторов путём их *интернализации*. Такие кластеры рецепторов на клеточной поверхности образуются в результате воздействия на них димерных форм лигандов или их более крупных агрегатов, способных буквально “сшивать” друг с другом несколько рецепторов одинаковой специфичности. В результате возникают агрегаты рецепторов, которые, укрупняясь, перемещаются к одному из полюсов клетки и образуют структуру, похожую на *шапочку* (кэп). В дальнейшем эта структура интернализуется или сбрасывается во внешнюю среду вместе с частью клеточной мембраны. Описанное явление впервые было установлено при изучении иммуноглобулиновых (антигенсвязывающих) рецепторов на поверхности В-лимфоцитов. Отсюда следует, что кроме процесса спонтанной интернализации рецепторов, или их интернализации под действием моновалентных лигандов, существует также процесс интернализации рецепторов в агрегатной форме (см. **Интернализация**). 2. Процесс образования кэп-структуры на 5'-конце цепи молекулы мРНК в эукариотических клетках (модифицирование мРНК со стороны 5'-конца)\*\*. Синоним – *кэпирование*.

\*Термин “кэппинг” также используется для обозначения процесса перераспределения антигенов по поверхности клетки.

\*\*Ферменты, участвующие в формировании кэп-структуры, были обнаружены американским биохимиком Шаткиным (Shatkin A. J., 1976).

**Кэп-структура.** От англ. cap – *шапочка*. 1. Структура, формирующаяся как модификация 5'-конца цепи молекулы мРНК в эукариотических клетках, защищающая РНК от гидролиза 5'-экзонуклеазами (блокирование 5'-конца РНК). Образуется после завершения транскрипции в результате реакции конденсации (с образованием 5'-5'-пирофосфатной связи) с концевым основанием мРНК модифицированного ГТФ. Если добавленный гуанин метилирован по положению 7 (7'-метил-ГТФ), то в результате возникает *кэп 0*. Если метилирование происходит по положению 7 в гуанине кэпа и в положении 2'-0 следующего нуклеотида, то образуется *кэп 1*. Наконец, если кроме положений, метилированных в кэп 1, метилирование добавляется ещё и по положению № 6 в аденине на 5'-конце, то возникает *кэп 2*. Кэп также представляет собой функциональный участок в мРНК, несущий сигналы инициации трансляции по так называемому сканирующему механизму. 2. Кэп – область, находящаяся на конце растущей микротрубочки, состоящая из ГТФ содержащих субъединиц тубулина. Микротрубочка всё время растёт, пока на её конце есть ГТФ-кэп. Потеря кэп-структуры приводит к “катастрофе”, а приобретение к “спасению” (см. соответствующие термины). Синонимы – *кэп, шапочка*.

*Биология – это наука, порождающая лавину фактов. Но для науки, в большей степени, важны принципы, выводимые из фактов.*

## Л

*“Не всякому помогает случай. Судьба одаривает только подготовленные умы”.*

Луи Пастер

**Лабрум.** От лат. *labium* – *губа*. Синоним – *лабрум* (см. **Лабрум**).

**Лабрум.** От англ. *labrum* < лат. *labrum* – *губа* (край). Верхняя губа.

**Лаброциты.** От лат. *labrum* – *таз, ванна, чан* и греч. *kytos* – *клетка*. Разновидность клеток рыхлой соединительной ткани, содержащих цитоплазматические гранулы, заполненные физиологически активными веществами, такими как *гистамин, серотонин, гепарин* и др.\* и окрашивающиеся метахроматически\*\*. Участвуют в процессах воспаления, свёртывания крови и ответственны за развитие анафилактических реакций. В обычных физиологических условиях не пролиферируют и относятся к статичным клеточным популяциям\*\*\*. В то же время пролиферация предшественников тучных клеток осуществляется при участии лимфокина IL-4, вырабатываемого активированными Т-хелперами. Синоним – *тучные клетки* (см. **Интерлейкины, Мастоциты, Тучные клетки**).

\*При повреждении кожи лаброциты, кроме гистамина, освобождают и другие *пруритогены* (см. **Пруритогены**).

\*\*Окрашиваются цветом, отличающимся по тону от цвета красителя.

\*\*\*По условной классификации канадского гистолога Шарля Леблона (Leblond, 1964).

**Лаггарды.** От англ. *laggard* – *медлительный, вялый*. Термин используется для обозначения хромосом, отстающих при движении в анафазе митоза.

**Лагена.** От греч. *lagoena* – *узкогорлая пузатая бутылка с ручками*.

1. Особый вырост со слуховым сосочком в саккулозе у рыб, представляющий зачаток собственно слухового аппарата (см. **Саккулюс**).

2. Закрытый конец спирали улитки внутреннего уха. У птиц клетки лагены чувствительны к магнитному полю Земли (показано на голубях).

**Лайонизация\***. Процесс *случайной*, стохастически обусловленной инактивации одной из X-хромосом в организме самок млекопитающих (в равной степени в женском организме) и образование полового гетерохроматина (пикнотического, генетически неактивного хроматина) (см. **Половой хроматин, Тельце Барра, X-инактивация**). Так как *лайонизация* происходит на ранних стадиях эмбриогенеза (стадии *бластоцисты*)\*\*, у всех потомков одной бластоцистной клетки оказывается инактивированной одна и та же X-хромосома (отцовская

или материнская), и такая инактивация сохраняется всю жизнь. В результате женщины, гетерозиготные по тем или иным аллелям, оказываются функциональными мозаиками, что может сказываться на их здоровье (см. **Агидротическая дисплазия**). Синонимы – *правило n–1\*\*\**, *инактивация X-хромосомы*, *компенсация дозы генов* (см. **Компенсация дозы генов**). Лайонизация может приводить у гетерозиготных (несущих какой-либо мутантный ген) девочек к выключению X-хромосомы, содержащей нормальный (дикий) вариант гена, и проявиться заболеванием.

\*Термин произведён от имени английского цитогенетика Мэри Лайон (М. F. Lyon, р. 1925 г.), которая в 1961 г. предложила гипотезу о механизме X-хромосомной дозовой компенсации (её также называют *гипотезой единственной X-хромосомы*). Гипотеза удовлетворительно объяснила существование тельца Барра, а также разных видов окраски у мышей (мозаичной окраски у самок). Поддержкой в пользу справедливости гипотезы Лайон послужили генетические данные о нормальной жизнеспособности и плодовитости мышей с генотипом X0 (женщины с генотипом X0 не вполне нормальны, см. **Синдром Тернера**), а также эксперименты по выявлению изоформ глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы (Г-6-ФДГ) в биоптатах клеток кожи гетерозиготных по гену Г-6-ФДГ женщин.

\*\*После 6–7 циклов деления дробления оплодотворённой яйцеклетки. Для инактивации требуется кратковременное физическое взаимодействие (transient homologous chromosome pairing) в течение примерно 120 минут пары X-хромосом участками (локусами), в которых расположены центры X-инактивации, кодирующие Xist-РНК и Tsix-РНК.

\*\*\*Правило n–1 постулирует, что в клетках женского организма функционирует только одна X-хромосома.

**ЛАК-клетки.** Аббревиатура понятия “лимфокин активированные киллеры”. Лимфокин-активированные клетки-киллеры (цитолитические лимфоциты – *натуральные киллеры*), действующие против заражённых вирусами клеток (клеток, в которых вирусы “упрятаны” от воздействия других элементов системы иммунной защиты (антител, активных против свободно циркулирующих вирусов)). Реализуют своё действие с помощью цитотоксических белков. Оно заключается в контакте лимфоцита с клеткой-мишенью (контактный путь), а затем в освобождении (экзоцитозе) в зону контакта с клеткой-мишенью цитотоксических (цитолитических) белков (секреторный путь). Взаимодействие с ЛАК-клетками интерлейкина-2 (IL-2) стимулирует секрецию клеткой не менее 7 белков (от 17 до 70 кDa), вызывающих смешанный тип цитолиза. Вклад некротических и апоптотических процессов зависит от фенотипа ЛАК-клеток, которые могут быть естественными, или натуральными киллерами (НК-ЛАК-клетки) или цитолитическими Т-лимфоцитами (Т-ЛАК-клетки), а также от типа клеток-мишеней (см. **Лизис иммунный**, **Натуральные киллеры**).

**Лакримация.** От лат. *lacrimo* – *проливать слёзы* (*lacrimula* – *слезинка*, греч. *dakria* – *слёзы*). Отделение слёз, или наружное отделение секретов слёзных желёз. Ребёнок начинает отделять слёзы при плаче только в возрасте больше двух месяцев. Микроэлементный и химический состав слёз сложный (он в целом похож на состав плазмы крови), но при этом часто очень разнообразный\*, а вот из белков в слёзах преобладает бактерицидный лизоцим, который не только стерилизует глаза, но и, проникая через слёзные ходы, стерилизует носовую полость и горло (см. **Лизоцим**). Наиболее распространённое заболевание, связанное с нарушениями лакримации, – *синдром сухого глаза*, который может привести даже к слепоте. Лакримация – это не только процесс увлажнения глаз. Плач со слезами – нормальная реакция человека на стресс. Слёзы – эмоциональный сигнал о помощи и простейший механизм общения у людей. У плачущего человека активируются 43 мышцы лица, а вот при смехе только 17, в то время как слёзы радости захватывают 60 лицевых мышц. Парадокс – люди плачут чаще, чем смеются.

\*Гормоны эмоций и стресса, такие как АКТГ и пролактин выводятся из организма через слёзы. В слезах присутствует особый успокаивающий опиат, вырабатывающийся в слёзных канальцах. Слезы, вызванные эмоциональным стрессом, содержат также естественные обезболивающие вещества – *пролактин* и *лейцин-энкефалин*. В слезах, вызванных луком, таких веществ нет. Интересно также отметить, что количество белков в слезах при онкологических заболеваниях возрастает, что позволяет надеяться на создание специальных экспресс-тестов. Уже разработаны методики диагностики глаукомы, катаракты и ретинопатии по слезам.

**Лактаза.** От лат. *lact* – *молоко* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент пищеварительного тракта (тонкого отдела кишечника), обеспечивающий переваривание молочного сахара лактозы. Продукция лактазы контролируется двумя аллелями одного гена. Доминантный ген *L* активен всю жизнь человека, а рецессивный ген *l* (ген лактазного дефицита) активен только максимум до 4 лет. Поэтому у людей с генотипами *LL* и *Ll* фермент вырабатывается всю жизнь, и они способны усваивать лактозу (и, соответственно, молоко), а у людей с генотипом *ll* – только в раннем детстве\*. Отсутствие фермента приводит к непереносимости молока, ряду кишечных расстройств и связанных с ними заболеваний. Синоним -  $\beta$ -*галактозидаза* (см. **Галактозидазы**).

\*У млекопитающих ген лактазы прекращает работу тогда, когда в нём отпадает необходимость (взрослые животные не питаются молоком). У человека мутация продлённой лактазной активности, приведшая к сохранности экспрессии гена лактазы (LCT), была, по-видимому, подхвачена отбором примерно 9–10 тысяч лет назад (в эпоху неолита) в первых скотоводческих популяциях Северной Европы и послужила признаком, дающим селективное преимущество носителям активной версии гена, обеспечившее выживание детей в условиях зимнего голода. Подобная мутация произошла и у скотоводов Африки, питающихся

молоком, тогда как многие жители Азии и Латинской Америки несут предковую версию гена лактазы и отличаются непереносимостью лактозы.

**Лактальбумин.** От лат. *lasc* – *молоко*, *album* – *белый* и греч. *protein* – *белок*. Один из белков молока. Обладает способностью взаимодействовать с гистонами хроматина, а также с жирными кислотами, образуя стабильные комплексы.  $\alpha$ -Лактальбумин человеческого молока в кислой среде меняет свою конформацию и, связывая олеиновую кислоту, превращается в фактор, вызывающий апоптоз опухолевых клеток, поэтому грудное вскармливание может защищать от рака и мать, и дитя. Комплекс\* получил название HAMLET – аббревиатура от Human Alpha-Lactalbumin Made Lethal to Tumor Cells – *человеческий альфа-лактальбумин, вызывающий гибель опухолевых клеток*.

\*Методами электрофореза установлено, что такие комплексы обладают способностью “проделывать” дырки в плазматической мембране, способствуя своему проникновению в клетку.

**Лактамазы ( $\beta$ -лактамазы).** Бактериальные ферменты, разрушающие  $\beta$ -лактамыные антибиотики, такие как пенициллин или ампициллин. У грамотрицательных бактерий содержатся в периплазматическом пространстве (см. **Муреин, Пептидогликаны**). Следует отметить, что чем более эффективные антибиотики используются в клинике, тем более опасные бактерии появляются.

**Лактат.** От лат. *lasc* – *молоко\**. Молочная кислота. Накапливается в клетках (тканях) в отсутствие кислорода при участии фермента *лактатдегидрогеназы*. Этот фермента катализирует в процессе гликолиза превращение пирувата в лактат с одновременным окислением восстановленного кофактора НАД•Н. При гликолизе молочная кислота играет роль временного хранилища водорода. В присутствии кислорода молочная кислота вновь окисляется до пирувата, который в цикле Кребса окисляется до двуокиси углерода и воды.

В 1922 г. английский физиолог Арчибальд Вивиен Хилл (A. V. Hill, 1886–1977) и немецкий биохимик Отто Мейергоф\*\* (O. Meyerhof, 1884–1951) получили Нобелевскую премию, в частности, доказав, что в условиях отсутствия кислорода большинство клеток вырабатывают из глюкозы молочную кислоту.

\*Отсюда и римское “Via Lactea” – Млечный путь, пришедшее из Древней Греции (миф о молоке Геры, супруге Зевса, пролившемся на небосвод, когда она кормила Геракла).

\*\*Вспомните, цикл Эмбдена-Мейергофа.

**Лактоза.** От лат. *lasc* – *молоко* и суффикс -оза, указывающий на то, что это сахар. Молочный сахар. Синонимы – *лактин, лактолин*.

**Лактоны.** От лат. *lasc* – *молоко*. Ангидриды оксикислот.

**Лактацидомия.** От лат. *lactatio* – *выделение молока* < *lasc* – *молоко*, *acidus* – *кислота* и греч. *haima* – *кровь*. Повышение содержания в крови молочной кислоты (лактата).

**Лактация.** От лат. lactatio – *выделение молока* < lac – *молоко*. Образование и выделение молока молочными железами млекопитающих, включая плацентарных и сумчатых животных (см. **Мамма**). Главный регулятор лактации – гормон *пролактин*, запускающий процесс лактации\* и опосредующий материнское поведение (см. **Пролактин**). Грудное молоко является не только поставщиком различных питательных веществ для детей-грудничков и, прежде всего, “строительных кирпичиков” – аминокислот, но и источником более крупных белковых фрагментов – пептидов, образующихся из  $\beta$ -казеина в процессе пищеварения. У сосунков эти пептиды сохраняются в кишечнике и всасываются в кровь, оказывая на их организм многообразное физиологическое воздействие, в том числе, на формирование и созревание головного мозга. В МГУ ведутся разработки по получению таких пептидов с целью добавления их в заменители грудного молока (см. **Лактат, Лактоферрин**).

Лактация, являясь общей чертой всех млекопитающих, оказалась не уникальным явлением; она обнаружена и в других группах животных, вскармливающих потомство молокоподобным секретом. Например, так делают голуби (выделяя творожистый зобный секрет), тараканы и муравьеподобный паук-скакун *Toxeus magnus*, самки которого демонстрируют долговременный уход за потомством (до 20 дней) и производят молокоподобную субстанцию, содержащую жиры и углеводы, а также в 4 раза больше белков, чем коровье молоко. Выделение этой субстанции происходит из эпигастральной борозды, лежащей на нижней стороне брюшка, через отверстие которой они сначала откладывают яйца.

\*Процесс лактации регулируется по нейроэндокринной дуге – рецепторы соска и ареолы → гипоталамус → гипофиз → пролактин → молочная железа. И всё это подкрепляется положительными эмоциями. Гормон окситоцин, выделяющийся во время кормления ребёнка грудью, в буквальном смысле “окутывает радостью” мать и дитя (см. **Окситоцин, Дофамин, Ареола (ареолы), Монтгомеры (бугорки Монтгомеры)**).

**Лактоферрин.** От лат. lac – *молоко*, fero (ferre) – *носить, нести* и греч. *protein* – *белок*. Белок человеческого молока – один из сильнейших природных антибиотиков, подавляющий развитие очень многих микроорганизмов и даже раковых клеток. В анаэробных условиях участвует в механизмах бактериального киллинга, образуя хелаты с железом бактерий. Обеспечивает иммунитет детей-грудничков.

Получены трансгенные мыши и козы по имени “Лак1” и “Лак2”, продуцирующие *лактоферин*\* человека, а в Китае получен табак, синтезирующий лактоферин.

\*Цена одного грамма лактоферина на мировых рынках – 3000 долларов.

**Лакуна.** От лат. lacuna – *углубление, провал*. Щель, заполненная паренхимой и образуемая над тем местом, где листовая жилка\* отходит в лист. Синоним – *листовой прорыв*.

\*Листовой след – место в стебле, где пучки проводящей системы листа входят в проводящую систему стебля.

**Лакуны.** От лат. *lacuna* – *углубление, провал, впадина, полость*. Термин, обозначающий несколько типов анатомических структур: 1. Углубления на поверхности некоторых органов, например, нёбных миндалин у человека (отсюда возникло понятие *лакунарная ангина*). 2. Система просветов в соединительной ткани (полых образований в тканях и органах, формирующих лакунарную систему), заполненных интерстициальной жидкостью и лишённых собственной эпителиальной выстилки. Лакуны характерны для организмов с примитивной незамкнутой кровеносной системой, у которых кровь (лимфа, гемолимфа) течёт по сосудам (артериям) лишь незначительную часть пути, а затем изливается в промежутки между органами и смешивается с тканевой жидкостью. Обратно в сердце кровь попадает по лакунам. 3. У растений *лакуна* – листовая щель.

**Ламеллы.** От англ. *lamella* – *тонкая пластинка* < лат. *lamina* – *пластинка*. Тонкие псевдоподии, содержащие пучки *микрофиламентов*, с помощью которых адгезивные клетки распластываются по субстрату или подложке. В них содержится фибриллярный белок  $\alpha$ -*актинин*, а в местах прикрепления *ламелл* к субстрату белок – *винкулин*, образующий так называемые *фокальные контакты*.

**Ламеллоподия.** От англ. *lamella* – *тонкая пластинка*, греч. *podos* – *нога* и *eidos* – *сходство, вид*. Лидирующий край движущегося по субстрату фибробласта, выпускающий широкие, плоские (листовидные) пластинчатые выросты цитоплазмы (клеточные расширения), содержащие упорядоченную сеть актиновых филаментов, плюс-концы которых направлены в сторону движения клетки (находятся возле плазмалеммы). Другими словами, ламеллоподия – это движущий край (ламеллоплазма), обеспечивающий движение клетки. У мигрирующих полиморфноядерных лейкоцитов по всей контактной поверхности формируется ламеллоподия, которая называется “цитоплазматической вуалью” (см. **Псевдоподии, Филоподии, Протрузии**). Синонимы – *бахромчатая мембрана, волнистые края*.

**Ламеллярный.** От англ. *lamella* – *тонкая пластинка* < лат. *lamina* – *пластинка*. Пластинчатый. 1. Состоящий из тонких пластинок или чешуек. 2. Слоистый. Например, ламеллярное строение имеет миелиновая оболочка, а также *тилакоиды* (система ламеллярных мешочков в хлоропластах), ламеллярные структуры бактериальных клеток.

**Лamina (nuclear lamina, fibrous lamina).** От лат. *lamina* – *пластинка* (мембрана). Компонент ядерного матрикса – периферический двумерный сетчатый (фиброзный) белковый слой, подстилающий внутреннюю мембрану ядерной оболочки и состоящий из трёх белков, называемых *ламинами* (ламинаы А, В и С). В состав ламины также входят комплексы ядерных пор. Эту часть ядерного матрикса называют “поровый комплекс-ламина” (*pore complex lamina, PCL*). Ламина поддерживает

морфологическую целостность ядра и участвует в структурной организации хроматина. Решётчатые участки ламины могут разбираться при фосфорилировании ламинов в начале профазы киназами и вновь реполимеризоваться в поздней анафазе при дефосфорилировании цитоплазматическими фосфатазами (см. **Матрикс ядерный**). В результате ядро и его внутренняя и наружная мембраны “растворяются”, освобождая митотические хромосомы, а затем в конце поздней телофазы ядерные мембраны восстанавливаются вновь, формируя дочерние ядра (см. **Ядерная ламина**).

**Ламинины.** От лат. *lamina* – *пластинка* (мембрана) и греч. *protein* – *белок*. Высокомолекулярные мультидоменные гликопротеины (около 600 kDa) – обширное семейство белков внеклеточного матрикса (ВКМ), состоящих из трёх полипептидных цепей  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ , обёрнутых вокруг друг друга и скреплённых дисульфидными мостиками, а со стороны  $\text{NH}_2$ -концов формирующих крестообразную структуру ( $\beta$ - и  $\gamma$ -цепи своими  $\text{NH}_2$ -концевыми областями образуют короткие боковые отростки). Ламинины наряду с коллагеном IV типа и протеогликанами формируют сложную сетчатую структуру базальной мембраны (являются главными её компонентами) и опосредуют прикрепление клеток к базальной мембране. Обнаружено более 15 вариантов *ламининов*, обладающих тканевой специфичностью. Могут образовывать связи с интегринами, коллагеном IV типа, энтактином (нидогеном), перлеканом, гепарином и  $\alpha$ -дистрогликаном (см. **Базальная ламина**).

**Ламины.** От лат. *lamina* – *пластинка* (мембрана) и греч. *protein* – *белок*. Белки – компоненты цитоскелета, а также сетчатой структуры, формирующей ядерную ламину – фиброзный слой (*ядерную пластинку*), подстилающий изнутри ядерную оболочку, и обозначаемые как А, В и С. А- и С-белки близки друг другу по пептидному составу, а также *виментиновым* и *цитокератиновым* промежуточным филаментам цитоскелета, а В-ламин представляет собой липопротеид, остающийся в тесной связи с фрагментами мембран даже во время митоза, тогда как А и С освобождаются при разрушении фиброзного слоя (см. **Ламина, Промежуточные филаменты (ПФ)**). Ламины служат для закрепления ядерных структур. Мутации в гене *ламина А* приводят к развитию прогерии Хатчинсона-Гилфорда (см. **Прогерия**).

**Ламинарин.** От названия *ламинарии* (*laminaria*\*) – *морской водоросли*\*\* из рода ламинариевых. Полисахарид, получаемый из водорослей.

\*От лат. *lamina* – *пластинка*.

\*\*В быту, “морской капуста”.

**Лангерганса островки\*.** Гистологические структуры, расположенные в основном в каудальной (от лат. *cauda* – *хвост*, *caudalis* – *хвостовой*), или селезёночной части поджелудочной железы. Образованы группами клеток, продуцирующих гормоны. Это округлые

или неправильной формы скопления (кластеры) клеток, не имеющие выводных протоков и лежащие среди *ацинозной* ткани, подобно островам в море. Островки содержат несколько типов клеток, отличающихся наличием специфических гранул. В центре островка расположены В(β)-клетки\*\* (инсулоциты), продуцирующие *инсулин*\*\*\* и выделяющие эквиволярные количества С-пептида\*\*\*\*. По периферии – А(α)-клетки (альфа-клетки), синтезирующие *глюкагон*, и на стыках слоёв расположены D(Δ,δ)-клетки (дельта-клетки, мелкие гранулы в которых окрашиваются анилиновым синим), образующие *соматостатин*.

\*Названы в честь немецкого врача и анатома Пауля Лангерганса (Langerhans, 1847–1888), впервые описавшего эти образования в поджелудочной железе в 1869 г.

\*\*Клетки обозначены буквой “бета”, благодаря их выраженной базофилии. Альфа-клетки – ацидофильные клетки.

\*\*\*От этой *островковой* ткани гормон инсулин и получил своё название. Латинское название острова – *insula* – заимствовано английским (*isle*), французским (*ilet*) и немецким (*Insel*) языками. В свою очередь происхождение слова *insula* также имеет интересную историю. Одно из древних латинских названий моря – *salsus*, что буквально означает *солёный*. В связи с этим об островах, расположенных в море и окружённых со всех сторон солёной морской водой, древние говорили *in salo* – в соли. Впоследствии это определение и превратилось в латинское понятие “остров” – *инсула* (правильнее произносить, *инсуля*, поскольку в латинском языке после буквы “L” гласные произносятся смягчённо!).

В греческом языке для обозначения соли (а поскольку море солёное, то заодно и моря) использовалось слово *halos* (галос). Тем самым подчёркивалось происхождение соли из моря. В древности главная дорога Рима называлась Виа Солярия – *соляная дорога* (не путать с *солярием*, у этого слова другой латинский корень *sol* – *солнце*).

\*\*\*\*Побочный продукт процессинга молекулы-предшественника инсулина. В клинической практике позволяет косвенно судить о продуктивной способности инсулоцитов.

**Ланолин.** От лат. *lana* – *шерсть* и *oleum* – *масло*. Жироподобное вещество, получаемое при промывке овечьей шерсти. Обладает способностью поглощать большое количество воды без снижения лубрикаторных свойств\*, поэтому входит в состав различных мазей.

\*От лат. *lubricare* – *делать скользким, смазывать*.

**Лануго.** От лат. *lanugo* (*lana*) – *шерсть, пух*. 1. В зоологии, пух, мягкие очень тонкие волосы, а также *первичный* (плодный) *волосной покров тела плода* у млекопитающих и человека\*, образованный безболобочечными, с тонким стержнем волосами. Синоним – *веллус* (англ. *vellus, wool*). 2. В ботанике – пух на растениях, деревьях, плодах.

\*У человека до 8 месяцев внутриутробного развития тело покрыто лануго. Лануго называют также первый пушок на щеках и скулах у юноши.

**Лапароскопия.** От лат. *laparo* – *чрево, брюшная полость, абдоминальная полость* и греч. “*skopeo*” – *смотрю, наблюдаю*. Исследование органов брюшной полости путём их осмотра с помощью эндоскопа, вводимого в полость через небольшой разрез (прокол) брюшной стенки и подключенного к электронной системе визуализации. Через другие проколы вводят эндоскопические хирургические инструменты и в брюшную полость поддувают воздух. Синонимы – *перитонеоскопия, абдоминоскопия, вентроскопия, целиоскопия, спланхиоскопия*.

**Ларва.** От лат. *larva* (*larvae*) – *привидение, злой дух\** (*личинка*). Название онтогенетической стадии развития у многих беспозвоночных. У позвоночных, например, у земноводных, личинка называется *головастиком*. Ларвальный – *личиночный*.

Интересно отметить, что личиночная стадия (фаза) у американской цикады *Cicada septendecim* длится 17 лет, что и отражено в названии вида.

\*В римской мифологии *ларвы* – злые духи умерших.

**Ларвация.** От лат. *larva* – *личинка* и *-ia* – *условия*. Стадия в онтогенезе у некоторых организмов, на которой из яйца выходит существо, мало похожее на взрослое животное (имаго). Её существование обусловлено тем, что яйцо способно обеспечивать только формирование относительно просто устроенной личинки, а основные формообразовательные процессы осуществляются постэмбрионально. Меробластичность развития на личиночной стадии проявляется весьма слабо и практически весь материал яйца используется для построения личинки. В дальнейшем личинка сама обеспечивает своё существование (см. **Голобластичность, Меробластичность**).

**Ларвициды.** От лат. *larva* – *личинка* и *caedere* – *убивать*. Инсектициды, применяемые для уничтожения личинок и гусениц насекомых.

**Ларвуля.** От лат. *larvula* – *личиночка*. Первая постэмбриональная стадия развития, например, у подёнок\* (*Ephemeroptera*). Для неё характерны гомономность метамеров, пятичлениковые антенны и хвостовые нити, не расчленённые на голень и лапку ноги, а также наличие пяти простых глазков. Затем после серии линек следуют стадии *личинки* (ларвы) и *нимфы*.

\*Для подёнок характерна кратковременность существования половозрелых форм, существование которых направлено исключительно на размножение. Обычно взрослые особи гибнут через несколько часов или дней после окрыления.

**Лариат.** От англ. *lariat* – *аркан, лассо*. Вырезанная в результате процессинга некодирующая последовательность РНК (интрон), похожая на лассо.

**Латекс.** От лат. *latex* – *сок*. Млечный сок некоторых видов растений семейства молочайных, например, добываемый подсочкой деревьев сок каучуконосной бразильской гевеи (*Hevea brasiliensis*), из которого

получают натуральный каучук. Латекс образуется в млечных сосудах, или млечниках, близких по строению к проводящим элементам растения, и состоит из изопреноидных полимеров.

**Латентность.** От англ. *latent* – в скрытом состоянии < лат. *latens* – скрытый, невидимый. Скрытность. Генетическое явление, при котором присутствующий в геноме ген фенотипически не проявляется.

**Латентный.** От англ. *latent* – в скрытом состоянии < лат. *latens* – скрытый. Не проявляющийся внешне, скрытый, например, латентный период фаговой инфекции\*, латентный период течения болезни, латентная инфекция.

\*Термин (англ. *latency period*) был предложен в 1953 г. французским генетиком и вирусологом Андре Львовым (Lwoff А.М., Нобелевская премия 1965 г.) для обозначения промежутка времени между инфекцией бактериальной клетки фагом и её лизисом.

**Латерализация.** От лат. *lateralis* – боковой, сторонний (англ. *laterality*) и *-ia* – условия. Оптимальная функциональная специализация головного мозга, происходящая на важных этапах его формирования. В результате возникают особые анатомо-физиологические особенности мозга, благодаря которым некоторые центры, например, центры речи, имеют полушарное распределение\*. При перерезке комиссуральных волокон ("*corpus callosum*") с целью предупреждения эпилептических припадков (операция "расщепления мозга") было обнаружено, что речевые центры, как правило, располагаются в левом полушарии (имеют место и случаи "обоеполушарного", или правополушарного расположения речевых центров) (см. **Латерализация полушарная**). В ходе многочисленных исследований латерализация мозга была выявлена у самых разнообразных организмов от рыб и рептилий до приматов, что отменяет представления об уникальной природе латерализации мозга только у людей. Отсюда следует, что латерализация у приматов\*\* и людей может быть явлением, унаследованным от далёких предков. Термин также используется для обозначения преимущественной праворукости людей, связанной с распределением функций между правым и левым полушариями головного мозга (правшей среди людей в 6 раз больше, чем левшей) (см. **Билатеральная симметрия**). В недавнем шведском исследовании было показано, что недоношенные дети чаще оказываются левшами (E. Domellöf et al., *Neuropsychologia*, V. 49, 2011). Считается, что праворукость, широко распространённая у наших предков и у неандертальцев, свидетельствует о более древней способности людей к языковой коммуникации, чем принято считать (праворукость была присуща семейству людей уже 500 тыс. лет назад)\*\*\*.

\*Например, при левополушарных инсультах парализованной оказывается правая половина тела (рука и нога).

\*\*Обнаружено, что 2/3 шимпанзе в дикой природе предпочитают пользоваться левой рукой.

\*\*\*Анализ повреждений резцов у наших далёких предков показал, что при поедании мяса они случайно повреждали каменными орудиями зубы таким образом, что это свидетельствует об их преимущественной праворукости.

**Латерализация полушарная.** От лат. *lateralis* – боковой и *-ia* – условия. 1. Явление, при котором некоторые мозговые функции преимущественно выполняются одним полушарием головного мозга. 2. Степень распределённости по полушариям функций, например, для большинства людей характерна левополушарная “продукция” речи.

**Латеральный.** От лат. *lateralis* – боковой < *latus* – широкий, обширный, бок (сторона). 1. Боковой, расположенный в стороне от срединной плоскости тела. Например, латеральное расположение органа. 2. Расположенный на боковой поверхности головного мозга.

**Латеральный элемент.** От лат. *lateralis* – боковой < *latus* – бок. Структура в составе синаптонемного комплекса. Образуется по мере конденсации сестринских хроматид вдоль осевого (аксиального) элемента (см. **Аксиальный элемент**).

**Латеритизация.** От лат. *later* – высушенный на солнце кирпич и греч. *-ia* – условия. Глубокое и очень быстрое выветривание почвы, вызванное чередованием ливневых дождей и периодов засухи с высокой температурой воздуха. В тропических странах является серьёзным препятствием для распашки вечнозелёных лесов под сельскохозяйственные культуры.

**Латиризм.** От греч. *lathyrus* – вика (растение семейства бобовых, англ. vetch). Расстройство здоровья, сопровождающееся неврологическими симптомами – парестезиями, параплегиями и тремором, возникающее при длительном употреблении в пищу бобовых, таких как чечевица (*Lens culinaris*) и чина (*Lathyrus sativus*) (см. **Фавизм**).

**Латрункулин А.** От лат. *latrunculus* – разбойник. Ингибитор, препятствующий делению клеток и их подвижности, путём подавления полимеризации актиновых микрофиламентов. Связывает субъединицы глобулярного актина (G-актина) (см. **Цитохалазины, Фаллоидины**).

**Левомицетин.** От лат. *levo* – облегчать и греч. *mykes* – гриб, грибок. Антибиотик, образуемый культурой одного из актиномицетов, называемого *Actinomyces venezuelae* и подавляющий биосинтез белка. Эффективен против многих грамотрицательных микроорганизмов, в частности, вызывающих брюшную и сыпную тиф. Отличительной особенностью левомицетина является наличие в молекуле двух атомов хлора и нитрогруппы NO<sub>2</sub>, что отражено в синонимичных названиях – *хлоромицетин* и *хлорамфеникол*.

**Левулёза (левулоза).** От “левый” (лат. *laevus*) и “оза” – суффикса, указывающего на то, что это сахар. Синоним фруктового сахара – фруктозы (см. **Декстроза**). Теоретически имеет преимущества перед глюкозой, поскольку включается в обменные процессы без участия гексокиназы, активируемой инсулином.

**Лейкемия.** От греч. leukos – *белый, бесцветный* и haima – *кровь*. Онкологическое заболевание крови, обусловленное безудержной пролиферацией злокачественных клеток “белой крови”, откуда и произошло название. Лейкемия может иметь *лимфоцитарное, миелоцитарное* и *моноцитарное* происхождение, в зависимости от того, какой росток белой крови повреждён. Синоним – *лейкоз*.

**Лейкоз\*.** От греч. leukos – *белый, бесцветный* и -osis – *состояние*. Семейство опухолевых заболеваний у человека и животных, поражающих кроветворные ткани. При лейкозе незрелые предшественники полиморфноядерных лейкоцитов или лимфоцитов в избытке поступают в кровь. Отличительной особенностью лейкоза является отсутствие плотных опухолей, состоящих из злокачественных клеток (скорее этот процесс относится к диффузному росту злокачественных клеток по всему организму). Обычно лейкозу предшествует заболевание крови, носящее название *миелодиспластический синдром*, который в настоящее время довольно успешно лечится новыми препаратами – *видазой (Vidasa)* и *дакогеном (Dacogen)*, подавляющими процесс метилирования ДНК. Синоним – *лейкемия* (см. **Лимфоматоз**).

Между терминами *лейкоз* и *лейкемия* существуют определённые смысловые различия. *Лейкозом* лучше называть те *пролиферативные заболевания* белой кроветворной ткани, при которых картина крови не изменяется (или меняется незначительно), а *лейкемией*, когда резко изменяется картина крови (присутствие лейкозных клеток в периферической крови в избытке). Кроме того, в силу сложившихся традиций, опухолевые заболевания кроветворной ткани у кур называют *лейкозами*, а у мышей – *лейкемиями*. В просторечии *лейкоз* и *лейкемию* у человека часто называют “*белокровием*”.

\*Лейкоз – первое открытие знаменитого немецкого патолога и первого в истории науки клеточного биолога Рудольфа Вирхова (1821–1902), сделанное им в 25-летнем возрасте.

**Лейкозин.** От греч. leukos – *белый, бесцветный*. Запасный полисахарид диатомовых водорослей, которые запасают не крахмал, а лейкозин и жиры.

**Лейкозный мышинный вирус Абельсона.** Трансформирующий дефектный по репликации вирус, вызывающий миелолейкоз у грызунов (у мышей). Для размножения вирус нуждается в *коинфекции* полноценного ретровирусного помощника, поскольку из стандартных вирусных генов сохранил только часть гена  $\Delta gag^*$ , полностью потеряв в результате делеции репликативный ген *pol*, который замещён трансформирующим онкогеном *abl1*, кодирующим цитоплазматическую и ядерную тирозиновую протеинкиназу. В результате продуктом трансляции становится сшитый (составной) белок  $\Delta Gag-ABL$ . Продукт клеточного протоонкогена *c-abl* – тирозиновая протеинкиназа, локализованная в плазматической мембране, участвует в процессах пролиферации,

дифференцировки и адгезии клеток, а также в их ответе на стрессовые факторы.

\*Символ Δ означает, что часть гена *gag* делетирована.

**Лейколизины.** От греч. *leukos* – *белый, бесцветный*, *lysis* – *разложение, растворение* и *protein* – *белок*. Антитела с цитотоксическим действием, направленным против лейкоцитов (см. **Цитолизины, Лимфотоксины**). Синоним – *антилимфоцитарный глобулин*.

**Лейкомеланоз.** От греч. *leukos* – *белый, бесцветный* и *melena* – *чёрный*. Появление белых пятен на коже вследствие хронического отравления мышьяком. Сочетается с гиперкератозом (см. **Арсеникоз**).

**Лейкопения.** От греч. *leukos* – *белый, бесцветный* и *penia* – *бедность, скудность*. Состояние организма, при котором число циркулирующих в крови лейкоцитов ниже нормы.

**Лейкоплакия.** От греч. *leukos* – *белый, бесцветный*, *plakos (plax)* – *пластинка* и *-ia* – *условия*. Патологические образования, ороговение эпителия (кератинизация) слизистой оболочки в виде опалесцирующих пятен, участков разнообразной формы (иногда с изъязвлениями). Часто предшествуют развитию рака. Лейкоплакия полости рта – *бляшки курильщика* (“*smoker’s patches*”), или *никотиновая лейкоплакия*.

**Лейкопласты.** От греч. *leukos* – *белый* и *plastos* – *сформированный, вылепленный*. Бесцветные (не содержащие пигментов) пластиды высших растений. Присутствуют в семенах, сердцевине стебля, эпидермисе и подземных частях растений (корнях, корневищах, столонах и клубнях). Образование хлорофилла и тилакоидов в пластидах корней и эпидермиса генетически подавлено, а в остальных частях растений может быть индуцировано на свету (вспомните, позеленение клубней картофеля). Имеют общее для всех пластид строение, но внутренняя мембранная система, называемая тилакоидами, развита слабо. Лейкопласты обычно имеют округлую, яйцевидную или веретёновидную форму и небольшие размеры. Содержат зёрна крахмала, пластоглобулы, единичные тилакоиды и пластидный центр (проламеллярные тельца, состоящие из скопления пузырьков, или из сети трубочек). Лейкопласты могут различаться, главным образом, по функциям. Лейкопласты, запасующие крахмал – *амилопласты*, белки – *протеинопласты* и жиры – *элайоласты*.

**Лейкопоэз.** От греч. *leukos* – *белый, бесцветный* и *poiesis* – *образование, делание* (англ. *a making*). Процесс образования (дифференцировки) различных типов лейкоцитов. Синоним – *лейкогенез*.

**Лейкотриены.** От греч. *leukos* – *белый* (названы так из-за того, что впервые были обнаружены в лейкоцитах; характеризуются наличием трёх сопряжённых двойных связей, отсюда в названии и присутствует окончание *триены*). Гормоноподобные\* продукты метаболизма арахидоновой (эйкозатетраеновой\*\*) кислоты из группы эйкозаноидов, вырабатываемые нейтрофильными и эозинофильными лейкоцитами, а также тучными клетками и макрофагами. Относятся к основным медиаторам воспаления, а также веществам, участвующим

в аллергических и анафилактических (главным образом) реакциях. Стимулируют хемотаксис лейкоцитов и обуславливают спазм гладкой мускулатуры. Синтез лейкотриенов катализируется *липооксигеназами*. Обозначают LTB<sub>4</sub>, LTC<sub>4</sub>, LTD<sub>4</sub>, LTE<sub>4</sub> (см. **Эйкозаноиды**).

\*Обладают очень коротким, но эффективным в низких концентрациях, действием.

\*\*Три- и тетраенасыщенные (полиеновые жирные кислоты, содержащие соответственно три и четыре двойные, т. е. “еновые” связи).

**Лейкоцидины.** От греч. leukos – *белый, бесцветный*, лат. caedere – *убивать*. Поробразующие экзотоксины, которые вырабатывают некоторые виды *Staphylococcus aureus*. По две субъединицы токсина собираются в мембране эукариотической клетки и прорезывают в ней поры, через которые содержимое клетки вытекает в интерстициальное пространство. Лейкоцидины разрушают кожу и подкожные ткани, а также повреждают нейтрофильные лейкоциты и макрофаги (откуда и произведено название). Лейкоцидины вносят свой вклад в процесс инвазивности вирулентных бактерий в ткани, снижая эффективность защитных механизмов организма. Относятся к антифагоцитарным факторам воспаления.

**Лейкоцитоз.** От греч. leukos – *белый, бесцветный*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Увеличенное содержание лейкоцитов в крови. Состояние организма, при котором содержание лейкоцитов превышает 8000–10000 клеток в 1 мкл крови. Лейкоцитоз характерен для воспалительных и инфекционных заболеваний, а в наиболее тяжелой форме выражен при *лейкозах*.

**Лейкоциты.** От греч. leukos – *белый, бесцветный* и kytos – *клетка*. Общее название свободноперемещающихся ядросодержащих клеток, не однородных по морфологии, функциям и месту зарождения, способных к активному амёбоидному движению. Лейкоциты формируются в миелопоэтических, миелоидных и ретикулярных отделах кроветворного костного мозга и ретикуло-эндотелиальной системы различных органов. Подразделяются на три основные группы: *гранулоциты* (полиморфноядерные клетки), *моноциты* и *лимфоциты* (последние две группы объединяются в *агранулоциты*), происхождение которых обусловлено тремя линиями развития из незрелых элементов миелоидного, моноцитарного и лимфоидного рядов, которые, в свою очередь, имеют общее происхождение с клетками эритроидного ряда от плюрипотентных стволовых кроветворных клеток. Клетки миелоидного ряда (гранулоциты) по способности их цитоплазматических гранул окрашиваться различными красителями подразделяются на три типа: *нейтрофилы*, *эозинофилы* и *базофилы*. Общее содержание лейкоцитов в теле взрослого человека составляет ~400 млрд. клеток.

**Лейомиома.** От греч. leios – *гладкий*, muos (mys) – *мышца* и oma – *опухоль*. Доброкачественная опухоль, развивающаяся из гладкомышечных клеток (см. **Миома**, **Фибромиома**). Лейомиома может расти

неограниченно долго, не оказывая вредного воздействия на организм, исключая случаи её очень большого размера.

**Лейомиосаркома.** От греч. *leios* – *гладкий*, *mys* (*mys*) – *мышца*, *sarcos* – *мясо* и *oma* – *опухоль*. Злокачественная опухоль, развивающаяся из гладких мышц.

**Лейотропные раковины.** От лат. *laevus* – *левый* и *tropos* – *поворот*. Редко встречающиеся левозакрученные раковины моллюсков.

**Лейпрорелин.** Блокатор синтеза тестостерона и эстрогенов. Применяют для химической кастрации насильников и при лечении рака простаты. Синоним – *Lupron*.

**Лейциновая “застёжка”.** Пептидный мотив (последовательность аминокислот, содержащая чередующиеся остатки лейцина в каждой седьмой позиции) в белке, характерный для определённого класса факторов транскрипции и обеспечивающий процесс их димеризации. Синоним – *лейциновая “молния”*.

**Лейшманиоз.** Паразитарное заболевание, распространённое в жарких тропических странах и вызываемое одноклеточными простейшими рода *Leishmania*. Передаётся от инфицированных грызунов (чаще сусликов) через укусы кровососущих насекомых (москитов и песчаных мух родов *Phlebotomus* и *Lutzomyia*). Лейшманиозы подразделяется на висцеральный\* и кожный, который подразделяется на лейшманиоз Старого\*\* и Нового света, а также кожно-слизистый лейшманиоз. Кожный лейшманиоз оставляет обезображивающие шрамы.

\*Так называемый *кала-азар* (*kala-azar*), лихорадка *дум-дум* или индийский *лейшманиоз*.

\*\*Сирия, Иран, Ирак, Израиль, Афганистан, Греция, Турция, Пакистан и южные республики бывшего СССР.

**Лектины (англ. lectins).** От лат. *lectio* (*lego*) – *собрание, выбор* (*lectus* – *ложе, постель*) и греч. *protein* – *белок*. 1. Общее название белков, селективно связывающихся с углеводами. Различают лектины животного и растительного происхождения. Растительные лектины содержатся в семенах (например, лектины злаков) и выделяются при их прорастании в среду, окружающую ризосферу. Эти лектины подавляют процесс прорастания спор и рост гифов, содержащих хитин фитопатогенных грибов. Они также накапливаются в корнях в условиях стресса, переживаемого растением (засуха, гипертермия, повышенная солёность почвы). Способны специфически связываться с олигосахаридными группами мембранных клеточных белков. Осуществляют *агглютинацию* и *преципитацию* (неантительные феномены склеивания). Так лектин, выделенный из *канавалии мечевидной* – конканавалин А (КонА), связывается с олигосахаридами, имеющими на концах маннозу или глюкозу. Лектин из соевых бобов связывается с N-ацетилгалактозой. Обычно на поверхности лектинов имеется два или более центров связывания с углеводами, что приводит к способности лектинов вызывать агрегацию и осаждение эритроцитов. Поэтому их ещё называют

*гемагглютинидами*. Наконец, лектины способны индуцировать пролиферацию лимфоцитов. Синонимы – *агглютинины*, *фитогемагглютинины* (ФГА). 2. В животных клетках лектины вовлечены в процесс контроля при сворачивании нативной формы транслоцированных белков-гликопротеинов\* в люменах ЭПР, осуществляемого шаперонами, зависимыми от лектинов. Эти лектины представлены интегральным белком *кальнексином*, а в мышечных клетках его гомологом *кальретикულიном*. 3. Лектинами также называют клейкие вещества, входящие в состав соединительной ткани.

\*В процессе переноса белков через мембрану ЭПР к ним могут добавляться сахарные остатки.

**Лемма.** От лат. < греч. lemma – *нижняя цветковая чешуя* (греч. lepi – чешуя).

**Леммобласты.** От лат. < греч. lemma – *кожица* и blast – *росток*. Клетки нервного гребня эмбриона, способные дифференцироваться в клетки, формирующие оболочки периферических нервных волокон.

**Леммоциты.** От греч. lemma – *кожица* и kytos – *клетка*. Одна из разновидностей клеток невролеммы (шванновская клетка). Шванновские клетки, оставшиеся после дегенерации отрезанного (дистального) участка миелинизированного периферического нервного волокна обеспечивают регенерацию нервного волокна. Процесс дегенерации впервые был описан английским врачом Валлером и назван по его имени *валлеровским перерождением* (см. **Мутантные мыши WldS**).

**Лентивирусы.** От лат. lente – *медленно, спокойно*. Вирусы подсемейства ретровирусов, получившие название “медленные вирусы” из-за длительного инкубационного периода, предшествующего клиническим проявлениям заболевания. Наиболее изученные из лентивирусов – близкородственные вирусы *висны* и *мэди*, поражающие овец. Эти вирусы после очень длительного латентного периода вызывают прогрессирующие неврологические изменения (висна) или хроническую пневмонию (мэди). К лентивирусам относится и ВИЧ (см. **Ретровирусы**).

**Лентиккулярный.** От лат. lenticula – *маленькая чечевичка* (англ. little lentil). Имеющий форму чечевички (хрусталика), например, *лентиккулярные* вкусовые сосочки языка. Синоним – *лентиформный*.

**Лентическая фация.** От лат. lente (lentus) – *медленно, спокойно* и facio – *делать, совершать*. Стоячие воды пресных водоёмов.

**Лепра.** От греч. lepra (lepi) – *чешуя* (осыпающиеся чешуйки кожи) (англ. a flake). Хроническое инфекционное, до сих пор остающееся загадочным заболевание, вызываемое *Mycobacterium leprae*, которую невозможно культивировать в лабораторных условиях. Из животных чувствительными к лепре оказались только броненосцы. Получены также трансгенные мыши, восприимчивые к лепрозной микобактерии. У заражённых людей микобактерия разрушает и деформирует кожные покровы, приводит к потере чувствительности в конечностях, разрушает

мышцы и поражает центральную нервную систему (лепра относится к нейроинфекциям). Различают две, так называемые *оппозитные*,\* формы лепры: 1. *Лепроматозная* лепра, для которой характерна активная продукция антител. 2. *Туберкулёзная* лепра, при которой продукция антител почти отсутствует, но выражен клеточный иммунитет. В экспериментах на мышцах установлено, что *Mycobacterium leprae* на ранних стадиях инфекции избирательно инфицирует и поражает шванновские клетки, превращая их в малодифференцированные подвижные клетки, подобные стволовым, и способные *перемещаться* в мышечную и нервную ткани. Таким своеобразным образом бактерия заселяет организм. Вполне возможно, что подобные процессы происходят и в организме человека, заражённого *Mycobacterium leprae*. В древности лепрой обычно называли различные заразные хронические кожные заболевания. Синонимы – *болезнь Хансена, проказа* (см. **Проказа**).

\*От лат. *oppositus* – *противоположение*.

**Лепречаунизм (лепрекойнизм).** От ирланд. *lurgasan* < от староирланд. *lu* – *маленький* и *chogran* – *тело* (лат. *corpus*). Врождённая форма карликовости, сопровождающаяся выраженным истощением. Внешний вид больных характеризуется низко посаженными большими ушами и гротескным выражением лица, напоминающего эльфа. Синоним – *синдром Донахью*.

**Лепрозное слоёвище.** От греч. *lepra* – *чешуя* (осыпающиеся чешуйки кожи) и *-osis* – *состояние*. Слоёвище налипших лишайников в виде тонкого порошкообразного налёта, состоящего из комочков водорослей, окружённых грибными гифами (гифами микобионта). Такие слоёвища легко осыпаются и переносятся ветром, водой и животными.

**Лептинотарзины.** От родового названия колорадского жука *Leptinotarsa*. Термолабильные белки с М.м. 50–60 kDa (в зависимости от вида жука) из группы гемолизин, обладающие антибактериальной активностью и отвечающие за токсичность гемолимфы колорадского жука по отношению к позвоночным животным\*. Лептинотарзины синтезируются клетками *сферулоцитами*, которые секретируют их в гемолимфу.

\*Установлено, что *лептинотарзины* способны изменять проницаемость кальциевых каналов в *синапсосомах* мозга крысы, что проявляется увеличением выброса ряда нейромедиаторов (см. **Синапсосомы**).

**Лептин.** От греч. *lepton* < *leptos* – *узкий, тонкий, изящный, маленький*\*. Пептидный тканевый гормон\*\*, вырабатываемый клетками жировой ткани *адипоцитами* и циркулирующий в крови (образование лептина возрастает по мере увеличения количества и размеров адипоцитов). Поступает в гипоталамус и информирует мозг о количестве жировых запасов, действуя на две группы нейросекреторных нейронов (орексигенных и анорексигенных), расположенных в дугообразном (аркуатном, ARC) ядре гипоталамуса. Лептин подавляет аппетит

(“включает” аноректические (анорексигенные) сигналы) и стимулирует чувство насыщения (стимулирует образование пептидных гормонов, снижающих аппетит, действуя наряду с инсулином и повышенным уровнем глюкозы в крови). Другой гормон, связанный с аппетитом, *грелин*\*\*\*, вызывает противоположный лептину эффект (см. **Нейропептид Y, Адипокины**).

\*Вспомните название мелкой греческой монеты “*лепта*” (а также идиому “внести свою лепту”). Этого же происхождения название субатомных частиц *лептонов* (вспомните также слова *лепота, великолепный*).

\*\*У лабораторных мышей гормон *лептин* (167 аминокислотных остатков) представляет собой продукт гена OB (от англ. obese – *тучный*). Второй ген, отвечающий за аппетит, а также за развитие диабета II-типа, кодирует рецептор лептина и обозначается как ген DB (диабетический).

\*\*\*Грелин отвечает за чувство голода, возникающее непосредственно перед трапезой.

**Лептозом (лептосом)**. От греч. leptos – *узкий* и soma – *тело*. Тип телосложения человека, характеризующийся слабым ростом в толщину при нормальном росте в длину. Слабое развитие поперечного размера проходит через все части тела – лицо, шею, туловище, конечности и затрагивает кожу, кости, мышцы, жировую ткань и сосудистую систему. Синоним – *астенический фенотип* (тип).

**Лептонема**. От греч. leptos – *тонкий* и nema – *пряжа, двойная нить*. Начальная стадия профазы мейозы, когда хромосомы принимают форму длинных двойных нитей (состоят из двух хроматид).

**Летальный**. От лат. letalis – *смертельный* (от названия библейской реки забвения Леты, протекающей по представлениям древних греков в подземном царстве, откуда нет возвращения назад).

**Летальный локус**. От лат. letalis – *смертельный* и locus – *место*. Любой ген, в котором может произойти мутация, приводящая на том или ином этапе онтогенеза организм к гибели (см. **Летальные аллели**). Синоним – *леталь*.

**Летальные аллели\***. От лат. letalis – *смертельный*. Аллели, которые не способны кодировать производство функциональных белков в достаточном количестве. Доминантные летальные аллели быстро устраняются из популяции, поскольку приводят к смерти носителей, однако исключение составляют аллели, проявление которых происходит в пострепродуктивные периоды жизни. Примером может быть болезнь Хантингтона. Рецессивные летальные аллели свою фатальность проявляют только у гомозигот (см. **Аллели**).

\*Летальные аллели были обнаружены французским биологом Люсьеном Кэно в 1905 г. при скрещивании мутантных жёлтых мышей с чистыми (гомозиготными) серыми мышами. В поколении F<sub>1</sub> он получил соотношение 1:1 серых и жёлтых, в результате чего сделал вывод, что жёлтые мыши гетерозиготны (Yy, от англ. yellow – *жёлтый*) и жёлтый

цвет доминантный. Однако при спаривании двух жёлтых мышей (F<sub>2</sub>) получилось потомство с соотношением 2:1 жёлтых и серых вместо классического распределения 3:1. Причиной модифицированного соотношения оказалась гибель зародышей с генотипом YY.

**Летаргия.** От греч. lethargia – *мнимая смерть*, где Lehta (Лета) в др.-греч. мифологии *река забвения* в подземном царстве и aergio (argia) – *бездействие*.

Патологический, иногда очень продолжительный по времени, глубокий сон, связанный с торможением метаболических и нервных процессов, характеризуется отсутствием моторных (двигательных) реакций и реакций на внешние раздражители. Со времён Ветхого завета это состояние называется “мнимой смертью”. При летаргии рефлексы отсутствуют, зрачки не реагируют на свет, наблюдается угнетение всех признаков жизни. К летаргии часто приводит воспаление мозга, которое делает человека предельно уставшим. При запредельных нервных, эмоциональных перегрузках организм находит выход из сложившейся ситуации через решение уйти в сон (так называемый “детский подход”). Во время летаргического сна старение организма останавливается. Очень часто летаргики выходят из сна в ситуациях, угрожающих их жизни. Литературный пример летаргии – пушкинская “Спящая царевна”. Синоним – *истерическая спячка*.

**Лецитины.** От греч. lekithos – *яичный желток* (англ. egg yolk). Глицеролипиды (фосфолипиды), содержащие холин (фосфатидилхолины, холинфосфоглицерины) – группа сложных липидов. При гидролизе распадаются на молекулы жирных кислот, глицерофосфат и холин. Входят в состав биологических (клеточных) мембран; особенно много лецитинов в миелиновых оболочках. Считается, что пищевой лецитин снижает побочные эффекты пищевого холестерина (оба соединения содержатся в яичном желтке и в икре, например, лососевых рыб). Лецитины разрушаются **альфа-токсином** – лецитиназой, продуцируемой клостридиями (*Clostridium perfringens*, вызывающей газовую гангрену) (см. **Альфа-токсин**).

**Лецитобласты.** От греч. lekithos – *яичный желток\** и blast – *росток, побег* (англ. a shoot, a bud). Активно пролиферирующие клетки, образующие эмбриональную желточную энтодерму.

\*Англ. egg yolk.

**Лиазы.** От греч. (ly)sis – *растворение, распад* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, удаляющие радикалы не гидролитическим путём с образованием в молекулах двойных связей.

**Лианы.** От фр. lian < lier – *связывать*. По определению Ф. Куперман, *лианы* – это автотрофные растения, стебель которых не способен сохранять постоянно вертикальное положение, поэтому им требуется опора – другие деревья, стены, столбы и т. п. Среди лиан есть древесные и травянистые формы. В тропических странах лианы могут достигать длины более 300 м при толщине стебля 2–4 см. Считается, что

среди покрытосеменных растений лианы – самые древние жизненные формы. Примеры культурных и декоративных лиан: виноград, плющ, актинидии, глицинии, лимонник китайский.

**Либераторы.** От лат. *liber* – *свободный*. Вещества различной природы, такие как аллергены (например, пыльцы растений), тканевые гормоны, а также лекарственные препараты, стимулирующие освобождение *гистамина* из крупных гранул тучных клеток и базофильных гранулоцитов (см. **Гранулоциты, Мастоциты, Тучные клетки**).

**Либерины.** От лат. *liber* – *свободный* и греч. *protein* – *белок*. Синоним релизинг-факторов (*релизинг-гормонов*) (см. **Релизинг-гормоны (релизинг-факторы)**).

**Либриформ.** От лат. *liber* – *лыко, луб* и *forma* – *форма (наружный вид)*. Наиболее специализированные древесные волокна, состоящие из клеток ксилемы, обеспечивающих прочность древесине. Составная часть склеренхимы (см. **Склеренхима, Экстраксиярные волокна**). Синоним – *волокна ксилемы*.

**Лигаза (ДНК-лигаза).** От лат. *ligature* – *связь, связка* (*ligamen* – *завязка*) и суффикса “аза”. Фермент, репарирующий (лигирующий) одноцепочечные разрывы ДНК, а также соединяющий фрагменты Оказаки (OF), после того как ДНК-полимераза I заместит РНК-праймеры последовательностью ДНК. Лигаза образует связь между смежными 3'-ОН и 5'-Р концами одноцепочечного разрыва в дуплексе ДНК (см. **Полинуклеотидлигаза**).

**Лигамент.** От лат. *ligamentum* (*ligamen*) – *завязка, перевязка*. Эластичная лентовидная, необезжелезивающаяся связка у двустворчатых (пластинчатожаберных) моллюсков, которая переходит с одной створки на другую и, раскрывая, держит их в постоянном напряжении. Закрытие створок осуществляется с помощью одной или двух мощных замыкательных мышц.

**Лиганды.** От лат. *ligo* – *привязываю*. В общем смысле то, что взаимодействует с рецепторами, формируя лиганд-рецепторные комплексы. Другими словами, внешние по отношению к клетке физиологически активные вещества\*, молекулы которых связываются со специфическими белками-рецепторами\*\* на поверхности клеток или в цитоплазме и ядре. Лиганд представляет собой сигнал, а рецептор – его приёмник. Под воздействием лиганда осуществляется аллостерическая активация ферментативной активности рецепторного белка (его внутриклеточного домена). Различают моновалентные, бивалентные и мультивалентные лиганды, соответственно связывающие один или несколько рецепторов. В последнем случае рецепторы формируют агрегаты. Лигандами могут быть гормоны, пептидные факторы роста, антигены (по отношению к специфическим иммуноглобулинам), токсины и даже канцерогены (см. **Клатрин, Рецепторы**).

\*Интересно отметить необычный концептуальный взгляд на биологию физиологически активных веществ – гормонов, факторов роста и др., согласно которому их действие на физиологические процессы, протекающие в клетках, тканях, органах и организме в целом, зависит от исходного (изначального) состояния целевых мишеней. Другими словами, исходное состояние органа-мишени предопределяет развитие его ответных реакций.

\*\*На самом деле один и тот же лиганд может связываться с несколькими различными рецепторами, соответственно, с различной степенью прочности.

**Лигирование.** От лат. ligo (ligare) – *связывать, завязывать*. Процесс образования фосфодиэфирной связи (ковалентной связи) между двумя разорванными основаниями в одной цепи ДНК. При конструировании химерных молекул ДНК лигирование проводят как по “липким”, так и по “тупым” концам в зависимости от вида используемых ДНК-лигаз (см. **Лигаза**). Термин правомочно употреблять также и для соединения тупых концов двух молекул РНК.

**Лигнин.** От лат. lignum – *дерево (срубленное!), древесина*. Сложное макромолекулярное вещество – смешанный полимер с ароматическими и алифатическими компонентами (полимер кониферилового спирта, сохраняющий фенольные свойства мономера). Обладая паутиноподобной структурой, лигнин инкрустирует клеточную оболочку древесных растений, связывая молекулы целлюлозы, что ведёт к процессу одревеснения и повышению прочности клеточных стенок. Благодаря лигнину древесные растения выиграли гонку в борьбе за свет и устремились в высоту, навстречу Солнцу. Лигнин также обладает ярко выраженными антиоксидантными свойствами. Естественное разложение лигнина в природе, наряду с целлюлозой, осуществляют питающиеся древесиной афиллофороидные\* грибы (ксилосапротрофы) – одни из ключевых звеньев в кругообороте веществ и энергии.

\*Название буквально означает “не несущие пластинок”. Спороносная поверхность у этих грибов представлена в виде складок.

**Лигнофилы.** От лат. lignum – *дерево* и греч. philia – *склонность*. Грибы, разлагающие отмершую древесину, например, гриб *телефора наземная (Thelephora terrestris)*.

**“Лигэус”.** От лат. названия клопа, у которого в половине сперматозоидов присутствует одна маленькая, не похожая на другие хромосома, которая была обозначена символом Y (игрек), а саму её назвали *Y-хромосомой*, или мужской половой хромосомой. Тип определения пола “лигэус”, свойственен всем млекопитающим, включая человека, а также почти всем рыбам и большинству растений.

**Лидер.** От англ. leader – *ведущий*. Находящаяся на 5'-конце мРНК нетранслируемая последовательность, предшествующая иницирующему трансляцию кодону.

**Лидерная последовательность белка.** От англ. leader < lead – вести. Буквально, ведущая последовательность. Короткая N-концевая последовательность, обеспечивающая инициацию прохождения синтезирующегося пептида через мембрану (через транслокон) ЭПР (см. **Транслокация белка, Транслокон**).

**Лидирующая цепь.** От англ. leading strand – лидирующая цепь. Цепь ДНК, синтезирующаяся в процессе репликации непрерывно в направлении 5'→3'. Нуждается только в одноразовой (однократной) затравке (см. **Отстающая цепь**). Синоним – *ведущая цепь*.

**Лизигенный.** От греч. lysis – *распад, растворение* и genan – *порождать*. Возникший в результате растворения (распада) какой-либо структуры. Например, внутренние выделительные органы растений (вместилища), образующиеся на месте разрушенных (лизированных), в результате накопления в них веществ, клеток.

**Лизикарпный гинецей.** От греч. lysis – *распад, растворение* и karpos – *плод*. Возникает в результате растворения боковых стенок плодолистиков. Для него характерен колончатый или свободно-центральный тип плацентации семязачатков (см. **Гинецей**). Синоним – *одногнездный гинецей*.

**Лизины.** От греч. lysis – *растворение* и protein – *белок*. Литические ферменты, вырабатываемые бактериофагами. Эти ферменты обеспечивают выход наружу вновь образованных фаговых частиц в конце цикла их размножения в бактериальной клетке. Лизины в буквальном смысле “разъедают” (“просверливают”) изнутри бактериальную клеточную стенку, что приводит бактерию к гибели. Поэтому лизины рассматриваются как перспективная альтернатива антибиотикам\*. К сожалению, лизины (как и фаги их продуцирующие) обладают специфичностью к определённым бактериям, что затрудняет широкое применение их в терапевтических целях. Остаётся нерешённым и вопрос о реакциях иммунной системы человека на введение в организм фаговых лизинов.

\*Первые клинические испытания лизина CF-30L, специфического против метициллинрезистентного штамма *Staphylococcus aureus* (MRSA), начались в США в 2012 г.

**Лизирующие вирусы.** От греч. lysis – *растворение*. Вирусы бактерий (фаги), размножение которых приводит к разрушению (лизису) заражённой клетки.

**Лизис.** От греч. lysis – *освобождение, растворение, распад* (lyseo – *растворяю*). 1. В общем смысле процесс растворения чего-либо с помощью гидролитических ферментов. 2. Процесс разрушения бактериальной клетки и освобождение зрелых фаговых частиц. Обеспечивается кодируемыми фагом ферментами, которые разрушают плазматическую мембрану и клеточную стенку бактерии (см. **Лизины**). Лизису подвергаются также заражённые вирусами эукариотические клетки, атакуемые цитотоксическими лимфоцитами.

**Лизис иммунный.** От греч. *lysis* – *растворение*. Некроз клеток (их растворение) путём повреждения плазматической мембраны антителами и комплементом, или при участии НК-клеток и клеток Т-киллеров, активированных макрофагами (см. **ЛАК-клетки**).

**Лизогенизирующие вирусы.** От греч. *lysis* – *растворение* и *genan* – *порождать*. Вирусы бактерий (фаги), способные превращаться в профаги (см. **Лизогения, Профаг**).

**Лизогения\***. От греч. *lysis* – *растворение* и *genan* – *порождать*. Можно дать два определения лизогении: 1. Наследственная способность бактерий к лизису и продукции фагов. Другими словами, вирусная инфекция, при которой фаг входит в бактерию-хозяина, не вызывая её лизиса. Лизогения обусловлена присутствием в геноме бактерий интегрированной фаговой ДНК, реплицирующейся как часть бактериальной “хромосомы”. 2. Способность фага существовать в бактерии в виде латентного профага, но иногда активироваться и давать новые фаговые частицы. Обычно вирусы размножаются только одним способом. При заражении клетки в ней начинают функционировать вирусные гены, в результате чего реплицируются вирусные “хромосомы”, синтезируются вирусные белки и всё это собирается в зрелые вирусные частицы, которые, в конце концов, разрушают (лизируют) клетку (это так называемый *литический цикл*). Но у фагов может быть и другой альтернативный путь, называемый *лизогенией*, или *индуцибельной лизогенией*. В лизогенной бактерии фаговые гены, необходимые для *литического цикла*, выключены и синтезируется только один фаговый белок – лизогенный репрессор, который включает только свой собственный ген. Такая клетка может в течение продолжительного периода времени размножаться, а фаг в ней сохраняется в виде так называемого *лизогена* – латентной формы, интегрированной в хозяйскую “хромосому”. Любые индуцирующие воздействия, разрушающие репрессор фага, например ультрафиолет, приводят к включению *литического цикла*, заканчивающегося разрушением клетки и освобождением новых фаговых частиц. Лизис лизогенных клеток происходит с частотой  $10^{-2} - 10^{-5}$  на одно деление клетки. Способностью лизогенизировать бактерии обладают лишь некоторые фаги, получившие название “умеренные фаги” (см. **Умеренные фаги, Бактериофаги**). Синонимы – *литическая инфекция, пассивная инфекция, вегетативная вирусная инфекция* (последнее понятие было введено французским учёным Андре Львовым (А. Lwoff, 1957)).

\*Лизогения была открыта в 1921 г. одновременно Ж. Борде, М. Сьюка и Э. Гильдемейстером. Доказательство лизогении принадлежит Мак Кинли (Mac Kinley, 1925). Он наблюдал, что способность фаговой продукции клеток кишечной палочки сохраняется даже после обработки их сывороткой против фага, продуцируемого этим штаммом. Благодаря изучению феномена лизогении были открыты репрессоры, операторы и опероны у бактерий.

**Лизогенная бактерия.** От греч. *lysis* – *растворение* и *genan* – *порождать*. Бактерия, в которой содержится профаг (см. **Лизогения, Профаг**).

**Лизогенная конверсия.** От греч. *lysis* – *растворение*, *genan* – *порождать* и лат. *conversio* – *изменение*. Частный случай трансдукции, отличающийся от неё тем, что перенос фрагмента ДНК фагом от донорской клетки к трансдуцируемой клетке-реципиенту сопровождается лизогенизацией последней (см. **Трансдукция**).

**Лизогенный репрессор.** От греч. *lysis* – *растворение*, *genan* – *порождать* и лат. *repressor* – *ограничивающий, сдерживающий*. Белок, подавляющий индукцию и выход профага (тормозящий литический цикл).

**Лизокиназы.** От греч. *lysis* – *растворение, распад*, *kinema* – *движение* и аза, указывающее на то, что это фермент. Проактиваторы, в присутствии которых проявляется действие активаторов плазминогена (превращают *плазминоген* в *плазмин*). Высвобождаются из клеток крови при травматических или воспалительных повреждениях тканей. К проактиваторам относится, например, прокалликреин (фактор Флетчера).

**Лизосомы.** От греч. *lysis* – *освобождение, растворение* (*leseo* – *растворяю*) и *soma* – *тело*. Внутриклеточные одномембранные органеллы\*, представляющие собой основной гидролитический компартмент клетки (диаметр лизосом 0,2–2 мкм). Оснащены АТФ-зависимыми протонными насосами и содержат около 40 видов различных гидролаз, таких как протеиназы, липазы, нуклеазы, гликозидазы, сульфатазы, фосфолипазы и фосфатазы (эстеразы, омыляющие фосфорные эфиры)\*\*. Все эти ферменты катализируют реакции распада, и оптимум их действия находится в кислой среде (рН 4,5–5,0). Последнее обстоятельство можно считать предохранительным механизмом клетки от случайного попадания ферментов лизосом в цитоплазму, где рН 7,0–7,3. Следует отметить, что по составу ферментов (с биохимической точки зрения) лизосомы являются гетерогенными органеллами. Главная функция лизосом – деградация макромолекул и отработавших органелл, например, митохондрий, подвергающихся аутофагии (аутолитические вакуоли) (см. **Аутофагия**). Лизосомы проводят также деградацию фагоцитированных и пиноцитированных (эндоцитированных) клеткой липопротеинов, протеогормонов, любых макромолекулярных и детритных частичек, поглощённых клеткой, сливаясь с эндосомами, содержащими вещества, подлежащие утилизации. Для лизосомных мембран характерны сильно гликозилированные\*\*\* монотопные интегральные белки, обозначаемые как IgpA и IgpB, большая часть молекулы которых направлена в полость лизосомы. Де Дюв назвал лизосомы “орудиями самоубийства клетки”, поскольку разрушение мембраны лизосом приводит к аутолизу клетки. Различают “первичные”, не активные\*\*\*\* (не содержат перевариваемого субстрата) и “вторичные”, активные лизосомы

(образуются после поглощения субстрата), а также *остаточные тельца* или *телолизосомы*. Биохимическим маркером лизосом служит *кислая фосфатаза*.

\*В 1949–1955 гг. бельгийский биохимик Кристиан Рене Де Дюв (De Duve С.) с помощью усовершенствованных методов фракционирования клеток (дифференциального центрифугирования) выделил новый класс внутриклеточных мембранных частиц, занимающих промежуточное положение между митохондриями и микросомами, и отличающихся высокой активностью кислой фосфатазы (Нобелевская премия 1974 г.) (см. **Митохондрии**).

\*\*Лизосомы получают свои ферменты из различных источников, главным образом, из гранулярного ЭПР.

\*\*\*Последнее обстоятельство препятствует разрушению этих белков протеазами.

\*\*\*\*“Первичные” или интактные лизосомы обладают латентной цитолитической активностью (в них гидролитические ферменты находятся в латентном, “дремлющем” состоянии). Примерами таких лизосом являются так называемые *нейтрофильные гранулы*, характерные для сегментоядерных нейтрофилов и  $\alpha$ -гранулы амёб.

**Лизосомы первичные.** От греч. *lysis* – *разложение, растворение* и *soma* – *тело*. Органоиды клетки, содержащие различные ферменты-гидролазы. Образуются в аппарате Гольджи. После захвата отработанной органеллы или слияния с эндосомой превращаются во *вторичные лизосомы*. Синоним – *запасающие гранулы* (запасающие ферменты-гидролазы).

**Лизосомы вторичные.** От греч. *lysis* – *разложение, растворение* и *soma* – *тело*. Внутриклеточные пищеварительные вакуоли, полученные путём слияния первичных лизосом с эндосомами (*фагосомами* или *пиносомами*). Синонимы – *гетерофагосомы, пищеварительные вакуоли*.

**Лизофосфолипиды.** От греч. *lysis* – *разложение, растворение*, остаток фосфорной кислоты и липиды. Продукты ферментативного разложения фосфатидовой кислоты (фосфомоноэфирацилглицериновой кислоты). Образуются при отщеплении одного из ацильных остатков. Присутствуют в пчелином и некоторых змеиных ядах (см. **Фосфатидовые кислоты**).

**Лизофосфатидилхолин.** Продукт изменения (распада) плазматической мембраны апоптотических клеток под воздействием активированной фосфолипазы А, выбрасываемый ими в среду, и относящийся к веществам межклеточного взаимодействия. Сигнализирует макрофагам (фагоцитам и другим фагоцитирующим клеткам) “найди меня” и, тем самым, способствует удалению апоптотических клеток из организма. В ходе апоптоза погибающие клетки также продуцируют сигналы “ешь меня”, обусловленные экстернализацией фосфатидилсерина (последний преимущественно

располагается во внутреннем слое мембраны) и снижают интенсивность сигналов “не ешь меня”.при участии CD31.

**Лизоцим\***. От греч. *lysis* – *растворение, распад* и *zyme* – *закваска, фермент*. Фактор неспецифической иммунной защиты организма, представляющий собой антибактериальный гидролитический фермент, вызывающий *бактериолиз* путём разрушения клеточных оболочек некоторых бактерий (разрушает гликозидные связи пептидогликанового слоя основного вещества бактериальной стенки *муреина* и *мукопептида*) (см. **Муреин**). Другими словами, лизоцим обладает *муколитическим* действием, в результате чего подавляет рост и размножение бактерий. Неспецифически подавляет также развитие грибов и вирусов. По природе – это основной белок, присутствующий во многих тканях и средах организма, а также в различных секретах и выделениях (молоко\*\*, слюна, слёзы, слизь носоглотки) у всех млекопитающих, а также в яйцах, и в некоторых микроорганизмах и растениях. Особенно много лизоцима в гранулах полиморфноядерных лейкоцитов и макрофагов. В тонком отделе кишечника лизоцим секретируют *клетки Панета*. Синоним – *мурамидаза*.

В виде препарата *лизобакт* лизоцим в комплексе с пиридоксином\*\*\* применяется в клинической практике как антисептическое средство в составе комплексной терапии различных инфекционно-воспалительных поражений слизистой оболочки полости рта.

\*Лизоцим был открыт в 1922 г. английским микробиологом Александером Флемингом (1881–1955), позднее открывшим также и пенициллин. Из-за высокой активности лизоцима в слюне у собак в народе издавна говорят: “У собаки сто лекарств на языке”.

\*\*В Калифорнии (Беркли) получена линия трансгенных коз, молоко которых содержит лизоцим грудного молока человека. Такое молоко планируется использовать для профилактики кишечных инфекций у детей.

\*\*\*Оказывает антиафтозное действие (см. **Афты**).

**Ликвор**. От лат. *liquor* – *жидкость* (ликёр). 1. Любая жидкая фаза, биологическая жидкость (*liquid*). 2. Жидкость, омывающая спинной и головной мозг, а также желудочки головного мозга; её циркуляция обеспечивает защищенный обмен биологическими молекулами и клетками, в независимости от кровеносной системы (см. **Глимфа, Глимфатическая система**). Синонимы – *цереброспинальная жидкость (ЦСЖ), спинномозговая жидкость*.

Ликвор забирают для исследований с помощью спинномозговой пункции.

**Ликопины (ликопены, lycopenes)**. От лат. названия томатов *Lycopersicon*. Красные пигменты (каротиноиды), содержащиеся в зрелых томатах, а также в других овощах, ягодах и фруктах, – предшественники каротиноидных пигментов ( $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -каротинов). При избыточном потреблении продуктов, содержащих ликопины, может возникнуть псевдожелтуха (ликопинемия). Ликопины – эффективные антиоксиданты

и антиканцерогены, оказывают благотворное влияние на физиологию предстательной железы, и предотвращают дистрофию жёлтого пятна сетчатки глаза.

**Ликоподий.** От лат. названия плауна *Lycopodium*. Сухие споры разных видов плаунов, применяемые в качестве детской присыпки и в фармакологии.

**Лимбическая система.** От лат. *limbus* – *край, граница*. Часть головного мозга, состоящая из *гиппокампа, гипоталамуса, таламуса, миндалины* и *поясной извилины\**, отвечающая за эмоциональную сферу и побуждения к действию (мотивации, эмоции и, в конце концов, характер), а также за процессы запоминания и обучения. Возникновение названия связано с тем, что вначале под этой структурой понимали лишь зоны коры, расположенные в виде двустороннего кольца на границе неокортекса (“край”) и отделяющие его от ствола мозга и гипоталамуса. Лимбическую систему называют также “*древним мозгом млекопитающих*”, или “*висцеральным мозгом*”, поскольку к нему поступает большое количество информации от внутренних органов. Лимбическая система имеет тесные связи с вегетативной нервной системой, а также с эндокринной системой (через гипоталамус). Показано, что в процессе эмбриогенеза формирование лимбической системы, включая гипоталамус и исключая гиппокамп, происходит под влиянием “*отцовских*” генов, в то время как развитие коры головного мозга, гиппокампа и стриатума протекает исключительно под водительством “*материнских*” генов\*\*.

\*Верхняя дуга медиальной височной доли (лежит над мозолистым телом) и носит лат. название *singulum* – *пояс, кушак*.

\*\*Данные были получены при конструировании химерных мышат, полученных объединением нормальных эмбрионов с эмбрионами, содержащими только материнские хромосомы, или только отцовские хромосомы (см. **Химеры**).

**Лимнетическая зона.** От греч. *limne* – *озеро*. Зона в прудах и озёрах, не имеющая корневой растительности, в которой ещё возможно развитие фитопланктона (зона, ограниченная уровнем компенсированного фотосинтеза, т. е. фотосинтеза, ещё превалирующего над дыханием).

**Лимнология\***. От греч. *limne* – *озеро* и *logos* – *наука, учение*. Область науки, занимающаяся изучением озёр и их биоценозов.

\*Основоположителем лимнологии стал швейцарский учёный Огюст Форель (1848 – 1931), проведший исследования Женевского озера в 1892 – 1904 гг.

**Лимфа.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) (греч. аналог – *chylos* – *сок, лимфа*, англ. *juice*). Прозрачная, густая, бледно-жёлтая, опалесцирующая жидкость, формирующаяся из тканевой (межклеточной) жидкости и содержащаяся в лимфатических сосудах и узлах (регионарных лимфатических узлах). По своему составу лимфа не отличается от тканевой жидкости и от плазмы крови (в лимфе отсутствуют только

белки крови). Лимфа переносит различные виды клеток белой крови (в основном лимфоциты, образующиеся в лимфатических узлах) и, в конце концов, через *грудной проток* сливается с венозной кровью. В результате лимфа участвует в рециркуляции лимфоцитов и в доставке различных антигенов из периферических тканей в лимфатические узлы (см. **Лимфатическая система**).

**Лимфаденит.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа), греч. *aden* – *железа* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление лимфатических узлов.

**Лимфангиома.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа), греч. *angeion* – *сосуд* и *ома\** – *опухоль, вздутие*. Доброкачественная опухоль, развивающаяся из лимфатических сосудов. Например, *лимфангиома* тонкого отдела кишечника. Синоним – *хилангиома*, где греч. *chylos* – *сок, лимфа*.

\*Суффикс “ома” используется врачами онкологами и патоморфологами для обозначения различных опухолей.

**Лимфатическая система.** Дополнительная система сосудов (каналов), обеспечивающая отток жидкости и выведение ненужных веществ из тканей, во многом дублирующая функции вен (осуществляет дренаж тканевой (межклеточной) жидкости и обеспечивает циркуляцию лимфоцитов, антител, а также других клеток и молекул), возвращая своё содержимое снова в кровоток. Напрямую не связана с микроциркуляторным руслом. Капилляры лимфатической системы начинаются слепо в межклеточных пространствах, после этого объединяются в более крупные лимфатические сосуды, впадающие, в конце концов, в венозное русло (подключичные вены). У высших животных важнейшим компонентом лимфатической системы являются лимфатические узлы, в которых происходит фильтрация лимфы и размножение лимфоцитов (см. **Лимфа, Лимфатическая система**).

Для беспозвоночных и низших позвоночных животных характерна единая гемолимфатическая система. Впервые обособление некоторых частей лимфатической системы наблюдается у некоторых видов хрящевых рыб, а самостоятельная лимфатическая система появляется только у костистых рыб.

**Лимфатические сосуды.** Тонкостенные (в отличие от кровеносных) сосуды, разветвлённые по всему организму, содержащие лимфу. Собирают лимфоциты и внеклеточную жидкость, которая проходит через лимфатические узлы и изливается в главный лимфатический сосуд – *грудной проток* (см. **Лимфа**).

**Лимфатические ткани.** Ткани, производящие и содержащие лимфоциты. К ним относятся лимфатические узлы и сосуды, тимус (зобная железа), селезёнка, нёбные миндалины, аппендикс, пейеровы бляшки, а у птиц фабрициева сумка.

**Лимфатические узлы.** Вторичные лимфатические органы, располагающиеся в местах соединения лимфатических сосудов по всему

телу. Играют роль барьеров, задерживающих чужеродные антигены, и центров размножения лимфоидных клеток (в них наблюдается наиболее высокая, сопоставимая с костным мозгом, тимусом и селезёнкой концентрация лимфоцитов). Внешне представляют собой округлые образования, покрытые соединительнотканной капсулой, от которой внутрь отходят трабекулы, разделяющие лимфоидную ткань органа на фолликулы. Под капсулой располагается краевой синус – пространство, в которое поступает лимфа из периферических сосудов. Далее лимфа проходит промежуточные синусы, пронизывающие всю толщину органа, и собирается в выносящий сосуд, место выхода которого называется воротами узла. Такое название обусловлено и тем, что через ворота внутрь узла входят питающие его кровеносные сосуды. Гистологически лимфоидную ткань узла подразделяют на корковый слой (кору) и медуллярный (мозговой). Корковый слой состоит из округлых скоплений лимфоидных клеток – фолликулов, подразделяющихся на первичные и вторичные (см. **Фолликулы первичные, Фолликулы вторичные**).

**Лимфобластома.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа), греч. *blastos* (*blast*) – *росток* и *ома* – *вздутие, опухоль*. Форма злокачественной лимфомы, характеризующая преобладанием лимфобластов. Синоним – *лимфосаркома*.

**Лимфобласты.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и греч. *blastos* – *росток*. В общем смысле, незрелые клетки лимфоидной системы, превращающиеся (дифференцирующиеся) при действии антигенов или митогенов в лимфоциты. Отличаются увеличенным количеством цитоплазмы и активным белковым синтезом. В более конкретном смысле, активированные лимфоциты, способные секретировать новообразованные антитела, биосинтез которых носит регулируемый характер. Их потомками являются *плазматические клетки*, которые характеризуются постоянным и высоким уровнем синтеза иммуноглобулинов (см. **Плазматические клетки**). Синоним – *лимфоцитобласты*.

**Лимфогранулёма.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа), *granulum* – *зернышко* и греч. *ома* – *опухоль, вздутие*. Венерическое заболевание человека, вызываемое риккетсиями и характеризующееся увеличением лимфатических узлов, чаще паховых, что отражено в синонимичном названии – *тропический бубон* (см. **Пситтакоз**).

**Лимфоидные клетки.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и *eidos* – *сходство, вид*. Клетки-лимфоциты, образующиеся в лимфоидных тканях. Маркёры покоящихся лимфоидных клеток CD19 и CD45 Ra (это так называемые *B-cell specific markers*). Маркёры дифференцированных лимфоидных предшественников CD38, CD33, HLA-DR.

**Лимфоидный.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Термин, относящийся к различным образованиям лимфатической системы, например, *лимфоидные фолликулы, лимфоидная ткань*.

**Лимфокины.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и греч. *kinema* – *движение*. Факторы роста и дифференцировки лимфоидных (иммунокомпетентных) клеток, освобождающиеся из сенсibilизированных и стимулированных антигенами Т-лимфоцитов, моноцитов и макрофагов периферической крови. Другими словами, *цитокины*, продуцируемые лимфоидными клетками (см. **Цитокины**). В группу лимфокинов входят различные *интерлейкины* (IL) (см. **Интерлейкины**), макрофагальный белок воспаления  $1\alpha$  (MIP- $1\alpha$ ), гранулоцитарный колоние-стимулирующий фактор (G-CSF), гранулоцит/макрофаг колоние-стимулирующий фактор (GM-CSF), антагонист рецептора интерлейкина-1, факторы некроза опухолей (TNF),  $\alpha$ -интерфероны и  $\gamma$ -интерферон. Лимфокины, связываясь с рецепторами мембран макрофагов, дополнительно облегчают фагоцитоз опсонированных частиц (см. **Опсонины**).

**Лимфолейкоз.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и *leukos* – *белый, бесцветный*. Лейкоз (неконтролируемая злокачественная пролиферация лейкоцитов), при котором имеет место чрезмерное образование лимфоцитов.

**Лимфома Бёркитта\***. От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и *oma* – *опухоль, вздутие*. Опухоль лимфатической и ретикулярной ткани (лимфатических узлов) у детей, наиболее распространённая в экваториальной Африке. Чаще всего, поражает челюсти, слюнные железы, почки, надпочечники, печень, половые органы и трубчатые кости у детей в возрасте от 2-х до 14-ти лет. При локализации в области лица и шеи опухоль Бёркитта – самая быстрорастущая опухоль из всех известных у человека; за 48 часов она может увеличиться в размере вдвое. Лимфома Бёркитта – первая из злокачественных опухолей человека, для которой была точно установлена вирусная природа\*\*. Опухоль может также возникнуть при транслокации протоонкогена *c-myc* с хромосомы 8 на хромосому 14 в положение *juxtaposes*\*\*\* с иммуноглобулиновым геном, в результате чего ген *c-myc* оказывается под контролем иммуноглобулинового энхансера, что приводит к увеличению содержания в В-лимфоцитах белка Мус, ответственного за малигнизацию. Синоним – *африканская детская лимфома*.

\*Названа по имени ирландского врача Дениса Парсонса Бёркитта, описавшего эту опухоль в 1958 г., и больше всех сделавшего для понимания происхождения и лечения этого заболевания.

\*\*В опухоли содержится вирус Эпштейна-Барр (большое семейство вирусов герпеса), который поражает незрелые, недифференцированные В-лимфоциты, приобретающие способность активно пролиферировать. Именно при лимфоме Бёркитта медикаментозное лечение даёт очень хорошие результаты (см. **Эпштейна-Барр вирус**).

\*\*\*Непосредственное соприкосновение.

**Лимфоматоз.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа), греч. *oma* – *опухоль, вздутие* и *-osis* – *состояние*. Состояние, характеризующееся

появлением во внутренних органах у животных и человека множественных зон, поражённых лимфомой. У кур, как наиболее хорошо изученных объектов, начиная с пионерских работ Эллермана, Бэнга и Рауса, *лимфоматозом* называют лейкоз, для которого характерно наличие незрелых лимфоцитов не только в периферической крови, но и появление опухолевых масс клеток в печени и селезёнке. Синоним – *висцеральный лейкоз\**.

\*Широко распространённое заболевание кур, имеющее вирусную этиологию и наносящее большой экономический ущерб. На втором месте по значению для птицеводства находится *нейролимфоматоз* (болезнь Марека, или куриный паралич (паралич конечностей), связанный с утолщением нервных стволов в результате инфильтрации их опухолевыми лимфоцитами), который вызывается вирусом болезни Марека (MDV).

**Лимфо-миелоидный комплекс.** От лат. *lymph* – чистая вода (лимфа), греч. *myelos* – костный мозг и *eidos* – сходство, вид. Функционально связанная система органов и тканей, обеспечивающих миело- и лимфопоэз. В состав комплекса входят: костный мозг, селезёнка, тимус и лимфоидные образования пищеварительного тракта (миндалины окологлоточного кольца, пейеровы бляшки, аппендикс), а также соединительная ткань, объединённые сетью лимфатических и кровеносных сосудов, обеспечивающих обмен лимфоидными клетками.

**Лимфомы.** От лат. *lymph* – лимфа и *oma* – опухоль, вздутие. Злокачественные новообразования лимфатической и ретикуло-эндотелиальной ткани. Клинически проявляются в виде ограниченных плотных опухолей лимфоидной ткани, состоящих из клеток, напоминающих лимфоциты, плазматические клетки или гистиоциты, которые не проникают в кровяное русло.

Для борьбы с неходжскинскими лимфомами с 1997 г. применяют препарат *ритуксан*, полученный на основе моноклональных антител (см. **Герцептин**).

**Лимфопения.** От лат. *lymph* – чистая вода (лимфа) и греч. *penia* – оскудение, бедность (англ. *poverty*). Абсолютное или относительное снижение числа лимфоцитов в периферической крови. Синонимы – *лимфоцитарная лейкопения, лимфоцитопения*.

**Лимфопоэз.** От лат. *lymph* – чистая вода (лимфа) и греч. *poiesis* – творчество < *poieo* – делаю. Процесс формирования В- и Т-лимфоцитов, а также НК-клеток (натуральных киллеров) в результате пролиферации и дифференцировки стволовых кроветворных клеток.

**Лимфостаз.** От лат. *lymph* – чистая вода (лимфа) и греч. *stasis* – остановка, стояние. Прекращение оттока лимфы вследствие ряда причин, например, таких как: закупорка белковыми свёртками лимфатических коллекторов (*преципитационные* тромбы), прорастание сосудов опухолью, декомпенсация сердечной деятельности и венозный застой.

**Лимфотоксины.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и греч. *toxikon* – *яд*. Неспецифические цитотоксические вещества, выделяемые лимфоцитами и макрофагами в процессе взаимодействия с антигенами, и повреждающие многие типы клеток. К ним относятся лимфокины, токсические фосфолипиды и лизосомные гидролазы, участвующие в реакциях клеточного иммунитета.

**Лимфоцитоз.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа), греч. *kytos* – *клетка* и *-osis* – *состояние*. Состояние организма, характеризующееся присутствием в крови большого количества лимфоцитов и (или) их предшественников. Синонимы – *лимфоцитарный лейкоцитоз*, *лимфемия*.

**Лимфоциты.** От лат. *lympha* – *чистая вода* (лимфа) и греч. *kytos* – *клетка*. Округлые по форме клетки лимфоидного ряда со слабо развитой цитоплазмой, образующиеся в красном костном мозгу и лимфоидной ткани (лимфо-миелоидном комплексе). К последнему относятся различные лимфатические органы, такие как: лимфатические узлы, миндалины окологлоточного кольца (в просторечии, “гланды”), пейеровы бляшки, аппендикс, селезёнка и вилочковая железа (тимус). Лимфоциты – главные функциональные элементы иммунной системы, подразделяющиеся на несколько классов:  $T_0$ ,  $T_{H1}$ ,  $T_{H2}$ , В,  $B5^+$  и НК-клетки. В зависимости от происхождения лимфоциты делятся на В-лимфоциты (В-клетки или В-cells, от *bone* – *кость*) и Т-лимфоциты (Т-cells, от *tymus* – *вилочковая железа*). В норме у взрослого человека лимфоциты составляют от 22 до 28 % от общего числа клеток белой крови (~1 трлн. клеток). В-лимфоциты – тимуснезависимые короткоживущие клетки, ответственные за специфический гуморальный ответ. Основным признаком В-лимфоцитов – наличие В-клеточного иммуноглобулинового рецептора (ВкР или sIg), распознающего антиген. В процессе антигениндуцированной активации В-лимфоциты дифференцируются в *плазматические клетки*, продуцирующие антитела (Ig), обладающие специфичностью распознающего антиген рецептора.

Т-лимфоциты – клетки, созревающие в тимусе и живущие месяцы и даже годы; отвечают за клеточно-опосредованный иммунитет и иммунорегуляцию. На поверхности Т-лимфоцитов расположены Т-клеточные гетеродимерные рецепторы (ТкР или TCR), похожие по своему строению на антитела (или являющиеся антителами) и ассоциированные с однодоменными СЗ-белками. ТкР распознают чужеродные антигены (белки), разрушенные до пептидов и ассоциированные с молекулами МНС, экспонированными на клеточной поверхности антигенпрезентирующих фолликулярных *дендритных клеток* (ФДК). Существует два типа Т-клеток, различающихся мембранными рецепторными белками – CD4 и CD8. Соответственно клетки, несущие эти белки, обозначаются с добавлением знака (+), например,  $CD4^+$ -клетки.  $CD8^+$ -клетки называются *цитотоксическими* или *киллерными Т-клетками* (клетками-убийцами). Они через механизм Fas-зависимого апоптоза

разрушают клетки, инфицированные вирусами, бактериями или простейшими. При этом Т-киллеры предварительно должны быть активированы (*примированы*) антигеном (в отличие от них НК-клетки убивают клетку-мишень без подготовки). Другие Т-лимфоциты “помогают” активации (дифференциации) и функционированию Т- и В-клеток, вырабатывая ряд *лимфокинов* (цитокинов), и называются Т-хелперами (CD4<sup>+</sup>-клетки) (см. **Цитокины, Цитотоксические Т-лимфоциты, Хелперы**).

**Лимфоциты “наивные”.** Лимфоциты, не прошедшие этап созревания и не способные распознавать антигены.

**Лимфоциты эффекторные.** Лимфоциты, готовые без дополнительных процессов созревания реагировать и удалять чужеродные патогенные антигены, в отличие от так называемых “наивных” лимфоцитов.

**Линеаризация.** От лат. *linea* (*lineae*) – *льняная нить, бичева, линия*. Разрезание кольцевых молекул ДНК (превращение их в линейные молекулы).

**Линии Харриса.** Особенности анатомического строения костей человека, выявляемые на рентгенограммах и указывающие на жизненные периоды, в течение которых человек сталкивался с голодом и лишениями.

**Линимент.** От лат. *lino* (*linire*) – *мазать, намазывать*. Жидкая мазь.

**Линкер.** От англ. *link* – *связь, соединение* (связующее звено).

1. Короткий двухцепочечный олигонуклеотид, содержащий сайты узнавания для эндонуклеаз-рестриктаз. Присоединяют к концам фрагментов ДНК в процессе реконструирования рекомбинантных молекул.  
2. Гибкая молекула, соединяющая концы двух молекул *пептидно-нуклеиновой кислоты* (ПНК) (см. **Пептидно-нуклеиновые кислоты**).  
3. Этот термин также используется для обозначения межнуклеосомной ДНК, выходящей за пределы коровой частицы нуклеосомы (участка ДНК, не связанного с белками) (см. **Кор-частица**). Линкерный участок может варьировать от 8 до 114 п. н. на нуклеосому.

**Лиоферменты.** От греч. *lyo* (*liseo*) – *растворяю* и ферменты. Ферменты лизиса (гидролазы), содержащиеся в энхилеме лизосом.

**Лиофилизация.** От греч. *lyo* – *растворяю* и *phileo* – *люблю*. Метод обезвоживания органических материалов (биологических объектов), заключающийся в заморозке и последующей сушке в вакууме. Синоним – *сублимационная сушка*.

**Лиофильный.** От греч. *lyo* – *растворяю* и *phileo* – *люблю*. Термин, обозначающий диспергированную фазу, имеющую высокое сродство к диспергирующей среде (растворителю) (см. **Лиофобный**).

**Лиофобный.** От греч. *lyo* – *растворяю* и *phobikos* – *страх, боязнь*. Термин, обозначающий диспергированную фазу, имеющую малое сродство к дисперсионной среде (см. **Лиофильный**).

**Лиоцитоз.** От греч. *liseo* – *растворяю* и *kytos* – *клетка*. Процесс внеклеточного переваривания тканей личинки в ходе *метаморфоза*

у насекомых. Образовавшиеся в ходе лиоцитоза продукты распада тканей личинки захватываются *гемоцитами* и передаются клеткам имагинальных дисков, которые начинают интенсивно делиться и формируют органы и ткани взрослого насекомого (см. **Имагинальные диски, Метаморфоз, Гистолитический метаморфоз**).

**Липаза.** От греч. *lipos* – *жир* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, расщепляющий жиры (липиды) пищи. Например, желудочная липаза у грудных детей расщепляет до 25 % жиров молока. Ей “помогает” также липаза, содержащаяся в женском молоке и активирующаяся под действием липокиназы желудочного сока детей. У взрослых желудочная липаза не имеет большого значения, поскольку нуждается в предварительной эмульгации жира желчными кислотами.

**Липемия.** От греч. *lipos* – *жир* и *haima* – *кровь*. Увеличение содержания липидов в крови до 20 г/л после приёма пищи, при котором плазма приобретает молочно-белый цвет.

**Липидомика.** От греч. *lipos* – *жир* и далее по аналогии с *геномикой* или *протеомикой*. Раздел современной биологии, изучающий жиры и липиды, их разнообразие и функции, а также роль в живых организмах. Следует подчеркнуть, что кроме структурной (характерной для фосфолипидов) и энергетической роли (характерной в основном для инертных нейтральных жиров), липиды могут осуществлять и важные сигнальные функции (см. **Ацилдофамины, Липиды**). Появляются работы, указывающие на значимость таких липидов в процессах канцерогенеза и развития нейродегенеративных заболеваний.

**Липиды.** От греч. *lipos* – *жир*. Описательный термин, объединяющий жироподобные вещества (соединения), растворимые в неполярных растворителях, например, эфире. К липидам, в первую очередь, относятся сложные эфиры трёхатомного спирта глицерина и жирных кислот, представляющие собой жиры; последние синтезируются в цитоплазме и митохондриях, а у растений в хлоропластах. Липиды мембран (главным образом, фосфолипиды и сфинголипиды, а также стероид холестерин) синтезируются в гладком эндоплазматическом ретикулуме, откуда они поступают в аппарат Гольджи, и только затем – в плазмалемму. К липидам также относятся *липоиды* и *стероиды* (см. **Липидомика**).

**Липид А.** Компонент липополисахарида (LPS, или эндотоксина), содержащегося в наружной мембране у многих грамотрицательных бактерий. Состоит из дисахаридодифосфата и нескольких жирных кислот, в том числе содержит *β-гидроксимиристиновую* кислоту, встречающуюся только в липиде А. Обращён внутрь мембраны, в то время как О-антигенный полисахарид эндотоксина расположен на наружной поверхности стенки. Является главной причиной септического шока и смерти у пациентов при госпитальных инфекциях (см. **Адьюванты, Эндотоксины, Образ-распознающие рецепторы**).

**Липид-2.** Особый липид, в состав которого входит остаток пирофосфата\*. Содержится исключительно в бактериальных мембранах, где играет также роль переносчика из цитоплазмы наружу пептидогликановых “строительных блоков” клеточной стенки. Служит мишенью (“ахиллесовой пятой” бактерий) для действия нескольких классов мембраноактивных антибиотиков, подавляющих синтез клеточной стенки (см. **Пенициллин**).

\*Пирофосфата нет в составе “обычных” фосфолипидов. Пирофосфат липида-2 может быть “неизменяемой мишенью” (мишенью, препятствующей возникновению антибиотикорезистентности у бактерий) для действия новых синтетических антибиотиков, разработка молекулярного дизайна которых уже проводится в России (в Институте биоорганической химии им. академиков М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова, РАН, Новосибирск).

**Липкие концы.** Выступающие из двухцепочечных молекул нуклеиновых кислот комплементарные одноцепочечные “хвосты”. Обычно характеризуются так называемой “концевой избыточностью”.

**Липоат.** Соль или эфир липоевой (тиоктовой) кислоты (см. **Липоевая кислота**).

**Липобласты.** От греч. *lipos* – *жир* и *blastos* – *росток*. Эмбриональные клетки-предшественники жировых клеток – *липоциты*.

**Липоевая кислота (lipoic acid)\*.** Витаминоподобное соединение, участвующее в процессе декарбоксилирования пирувата (кофермент в реакциях декарбоксилирования  $\alpha$ -кетокислот). Способствует снижению концентрации глюкозы в плазме крови и переводу её в гликоген печени. Стимулирует обмен холестерина. Восстанавливается в дигидролипоевую кислоту (последняя содержит две сульфгидрильные группы), которая может служить дитиоловым антидотом. Ежедневная потребность человека в липоевой кислоте 1–2 мг. Ценный лекарственный препарат, применяемый при заболеваниях печени и нарушениях углеводного и жирового обмена. Синонимы – *тиоктовая кислота* (альфа-липоевая кислота), *фактор II*, ЭСПА-липон (фармакологические препараты – *октолипен*, *берлитион*; последние применяются при диабетической полинейропатии).

\*Впервые была выделена из печени животных в 1951 г. американским биохимиком Ридом.

**Липоиды.** От греч. *lipos* – *жир* и *eidos* – *сходство, вид*. Жироподобные вещества (см. **Фосфолипиды**, **Сфинголипиды**).

**Липокаин\*.** От греч. *lipos* – *жир*, *kallikreas* – *поджелудочная железа* и *protein*. Гормоноподобный фактор (липокаический полипептид) поджелудочной железы (продуцируется эпителиальными клетками панкреатических канальцев). Нормализует содержание кетоновых тел в крови и устраняет жировое перерождение печени (жировую инфильтрацию). Активирует липотропные вещества, содержащиеся

в продуктах питания (твороге, овсяных хлопьях) и способствует синтезу фосфолипидов. В печени липокаин соединяется с гепарином.

\*Называют также вторым гормоном поджелудочной железы.

**Липокиназа.** От греч. *lipos* – *жир* и *kinéo* – *двигать* и суффикса “аза”, говорящего о том, что это фермент. Активатор липазы, содержащийся в желудочном соке грудных детей.

**Липоксения.** От греч. *lipos* – *жир*, *xenos* – *чужой* и *-ia*–*условия*. Феномен, при котором паразит покидает тело хозяина ещё до завершения полного развития.

**Липоксигеназа.** Фермент, катализирующий окисление ненасыщенных жирных кислот и их эфиров. Синоним – *липооксидаза*.

**Липома.** От греч. *lipos* – *жир* и *oma* – *вздутие, опухоль*. Доброкачественная опухоль жировой ткани, ограниченная от прилежащих тканей (бытовое название “жировик”) (см. **Стеатит**).

**Липополисахариды (LPS).** От греч. *lipos* – *жир*, *poly* – *много* и *сахариды*. Основной компонент наружной мембраны (клеточной стенки) грамотрицательных бактерий, молекулы которого образуют защитный покров бактериальных клеток, например, энтеробактерий, и обладают наиболее мощной иммуногенной активностью. Липополисахариды *различных типов* состоят из трёх компонентов: липида А (токсичный компонент), олигосахаридного остова и О-специфического полисахарида. Токсичный компонент – *эндотоксин*, как в связанной форме, так и особенно после высвобождения из клеточной стенки, вызывает повышение температуры и воспалительные реакции, а иногда провоцирует развитие *септического шока* (см. **Септический шок**). Некоторые типы липополисахаридов вносят вклад в устойчивость бактерий к компонентам сыворотки – белкам *комплемента* C3b и C5b (препятствуют образованию мембраноатакующего комплекса). Липополисахариды, содержащие *сиаловые кислоты*, подавляют образование *конвертазы* C3 (см. **Конвертаза**).

**Липопротеиды.** От греч. *lipos* – *жир*, *protein* – *белок* и *eidos* – *сходство, вид*. Особые белки плазмы крови, переносчики липидов (триглицеридов и холестерина), которые “загружаются” в печени и затем транспортируют их по всему организму. Полностью загруженный липидами белок имеет низкую плотность и называется VLDL (аббревиатура от англ. *very-low-density-lipoprotein* – *липопротеид очень низкой плотности*, ЛПОНП). По мере того, как белок отдаёт в тканях липиды, он превращается в LDL (*low-density-lipoprotein* – *липопротеин низкой плотности*, ЛПНП). Такой липопротеид в клинической практике и в быту обычно называют “плохим холестерином”. В конце концов, отдав весь связанный с ним холестерин, белок превращается в HDL (*high-density-lipoprotein* – *липопротеид высокой плотности* (ЛПВП) или, условно, “хороший холестерин”), который в печени снова загружается липидами. Оказалось, что развитие сердечно-сосудистой патологии и образование атеросклеротических бляшек на стенках артерий напрямую зависит

от соотношения в крови “хорошего” и “плохого” холестерина. Чем больше доля “плохого”, или, напротив, меньше доля “хорошего”, тем выше вероятность развития атеросклероза. В крови соотношение разных форм липопротеидов зависит от нескольких факторов: 1. От количества рецепторов на клетках печени, связывающих липопротеиды. 2. От количества рецепторов на клетках, потребляющих холестерин. 3. От наличия в геноме тех или иных аллелей генов, кодирующих белки переносчики холестерина апо-бета (АРО-В) и апо-эпсилон (АРО-Е). От формы этих белков зависит характер взаимодействия VLDL и обмен холестерина с рецепторами клеток, потребляющих липиды. Эксперименты показывают, что у мышей с нокаутированным геном АРО-Е очень быстро развивается атеросклероз даже на низкохолестериновой диете. Отсюда ясно, что мутации в генах, кодирующих липопротеиды, а также их рецепторы, влияют на концентрацию циркулирующих в крови холестерина и триглицеридов, и при снижении активности этих белков развивается сосудистая патология. Кроме того, сами аполипипропротеидные белки (особенно апо-Е) в популяциях человека отличаются высоковыраженным полиморфизмом, и их способность отщеплять триглицериды и холестерин сильно варьирует у разных форм белка, таких как апо-Е2, апо-Е3 и апо-Е4. Наименьшей активностью обладает апо-Е4, поэтому у гомозигот по апо-Е4 гену наблюдается высокая предрасположенность к атеросклерозу (см. **Аполипипропротеиды, Полиморфизм, Болезнь Альцгеймера**).

**Липосомы.** От греч. *lipos* – *жир* и *soma* – *тело*. Модельные многослойные мембранные структуры или однослойные пузырьки (vesicles), диаметром ~25 нм. Могут быть получены путём смешивания фосфолипидов в водном растворе с последующей обработкой ультразвуком. Полость липосом может быть загружена различными соединениями, которые при слиянии липосом с клеточной поверхностью могут быть доставлены в клетку. Так, например, отечественными разработчиками получены липосомные препараты, содержащие *дигидрокверцетины* и, в частности, наноконплексный препарат “Фламена”, применяющийся для лечения эрозии шейки матки, аналогов которому в мире нет (см. **Кверцетины**).

**Липотропин (β-липотропин).** От греч. *lipos* – *жир* и *tropos* – *поворот*. Пептид, содержащий 91 аминокислотный остаток, соответствующий С-концу проопомеланокортина (ПОМК). Содержит последовательности γ-липотропина, мет-энкефалина, β-эндорфина и β-меланоцит-стимулирующего гормона (β-МСГ), которые является продуктами его расщепления. Стимулирует *липолиз* и мобилизацию жирных кислот. Считается, что липотропин имеет большее значение как источник образования β-эндорфина (его предшественник).

**Липофильность.** От греч. *lipos* – *жир* и *philia* – *склонность* (*phileo* – *люблю*). Способность веществ растворяться в жирах.

**Липофусцин.** От греч. *lipos* – *жир* и лат. *fuscus* – *тёмный, чёрно-бурый* (*fuscinus* – *темнота*). Восковидная смесь липидов и белков в виде гранул коричневого цвета (бурый пигмент), накапливающаяся в результате неполного лизосомного переваривания в клетках головного мозга (а также в миокарде или почках) при старении организма или при некоторых неврологических заболеваниях (например, при болезни Альцгеймера). Инфильтрация нейронов или их аксонов липофусцином приводит к образованию сенильных бляшек (в результате аксон раздувается) и служит знаком неспособности клеток выводить повреждённые или неправильно модифицированные белки, что связано с нарушениями в системе *аутофагии* в нейронах. Хорошо окрашивается суданом и не растворяется в растворителях жиров. Накопление липофусцина можно ускорить у мышей в эксперименте, создавая нехватку кислорода и витамина Е, однако при этом ожидаемая продолжительность жизни не уменьшается (см. **Фусцин, Цериоды**). Синонимы – *пигмент изнашивания, пигмент старения, пигмент липоидный, пигмент жёлтый (бурый)*.

**Липохромы.** От греч. *lipos* – *жир* и *chroma* – *цвет*. Пигменты животных и растительных клеток, представляющие собой комплексы жирной кислоты и углеводов. К ним относятся: витамин А и его предшественник каротин, ксантофилл, лютеин и т.д. Синоним – *каротиноиды*.

**Липоциты.** От греч. *lipos* – *жир* и *kytos* – *клетка*. Жировые клетки. Различают белые и бурые\* липоциты, а также липоциты печени. Синоним – *адипоциты*.

\*Содержат большое число митохондрий.

**Лирелла.** От лат. уменьшит. *lirella* – *бороздка < lirae – гряда, борозда*. Линейный апотеций (плодовое тело) (см. **Апотеции**).

**Лиссэнцефалия.** От греч. *lissos* – *гладкий* (англ. *smooth*) и *enkephalon* (*enkephalos*) – *в голове, мозг* (англ. *the brain*). Буквально, “гладкий мозг”. Тяжёлое, часто смертельное, врождённое заболевание мозга, характеризующееся недоразвитием полноценной складчатости коры больших полушарий (отсутствуют извилины и борозды, уменьшена толщина коры). Считается, что заболевание связано с нарушением функционирования генетической последовательности, получившей название HAR1 (*human accelerated regions*) (см. **Зоны ускоренного развития у человека**). Синоним – *агирия* (греч. *aguria* – *отсутствие извилин*).

**Литическая инфекция.** От греч. *lysis* – *растворение*. Вирусная инфекция, приводящая к лизису (гибели) заражённой клетки с высвобождением потомства вируса.

**Литоавтотрофия\*.** От греч. *lithos* – *камень*, *autos* – *сам* и *trophe* – *питание*. Способность бактерий получать энергию при окислении неорганических соединений и усваивать углерод из углекислоты (CO<sub>2</sub>), подобно растениям. Литоавтотрофия присуща большой группе бактерий,

растущих в минеральных средах и использующих в качестве субстратов неорганические доноры электронов (аммиак, восстановленное железо, молекулярный водород, окись углерода, сероводород, серу, тиосульфат). Синонимы – *хемосинтез, литотрофия* (см. **Литотрофы**).

\*Явление впервые было описано в 1887 г. русским физиологом растений С. Н. Виноградским под термином *анэргооксидация* при изучении серной нитчатой бактерии *Beggiatoa*.

**Литодесма.** От греч. lithos – *камень* и desmos – *связка*. Известковая часть внутренней связки (лигамента) в раковине у двустворчатых моллюсков.

**Литопсы.** От греч. lithos – *камень* и optikos (англ. optic) – *зрительный*. Буквально, растения, видимые как камни (“живые камни” – растения, распространённые только в Южной Африке). Относятся к уникальному семейству аизовых\*. В процессе приспособления к условиям жизни в пустыне приобрели форму камней, раскрашенных в разные цвета, что представляет собой не только способ сохранения влаги, но также и спасительную уловку (мимикрию), сделавшую их незаметными для животных.

\*Суккуленты-ксерофиты.

**Литораль.** От лат. litoralis – *береговой* (litus, litoris) – *морской берег*. Зона морского побережья между уровнями прилива и отлива.

**Литотрофы.** От греч. lithos – *камень* и trophe – *питание*. Буквально, микроорганизмы “пожиратели камней”. К ним относятся, например, оливиновые бактерии, живущие в самых неподходящих с обыденной точки зрения, предельно экстремальных условиях среды, существующие за счёт преобразования неорганических химических соединений (см. **Хемотрофы**). Мириадами литотрофов обсеменены глубины Земли и Океана, особенно в районах с высокой вулканической активностью, таких как, например, глубинные гидротермальные “чёрные курильщики”. Их “пищей” в буквальном смысле служат водород, железо, сера и углерод. Считается, что основная масса органического углерода сосредоточена не на земле, а глубоко под землёй в виде термофильных бактерий, ответственных за образование природного газа. Отсюда следует, что биосфера подобна айсбергу. Следует отметить, что генномодифицированные литотрофы открывают новые возможности для получения, через обогащение, многих металлов и других химических элементов из неперспективных в прошлом месторождений.

**Литофильность.** От греч. lithos – *камень* и philia – *склонность*. Способность некоторых видов рыб откладывать икру в грунт или приклеивать её к камням. Так осетровые откладывают икру на россыпях галечника, а лососи закапывают икру в грунт, устраивая гнёзда – нерестовые бугры.

**Литофиты.** От греч. lithos – *камень* и phyton – *растение*. Растения, растущие на камнях и каменистых почвах.

**Лихенология.** От лат. lichen – *лишайник* и logos – *наука*. Раздел ботаники, изучающий лишайники. Лишайники существуют на Земле более 500 млн. лет и представляют собой удивительный пример симбиотической (партнёрской) кооперации; это организмы, образованные грибами и водорослями\*, способными к фотосинтезу, что установил в 1860-х гг. швейцарский ботаник Симон Швенденер (Simon Schwendener). Некоторые лишайники, например, *Bryoria fremontii* образованы симбиотическим сожительством трёх различных организмов – мицелием грибов, водорослями и микроскопическими одноклеточными дрожжевыми грибами из группы базидиомицетов (см. **Таллом, Лепрозное слоёвище**).

\*В некоторых видах могут присутствовать и цианобактерии.

**Лихневмоны.** От греч. lichneuma – *лакомство*. Особые телергоны, представляющие собой лакомые средства обмана, обеспечивающие оригинальный тип межвидовых отношений. Вырабатываются мирмекофилами\* или термитофилами\*, в результате чего у рабочих муравьёв или термитов, слизывающих лихневмоны, возникает определённое поведение, похожее на наркотическое или возбуждённое состояние, и они кормят и ухаживают за приживалами и их потомством, иногда даже убивая свою собственную королеву-самку.

\*Постоянные обитатели муравейников или термитников. К ним относятся, например, самки видов муравьёв, у которых нет собственных рабочих особей, или мирмекофильные жуки.

**Лицензирующий фактор.** От лат. licentia – *нестеснённость, право* < licet – *позволено*. Буквально, “разрешающий фактор”. Ядерный фактор, необходимый для репликации. Инактивируется (разрушается) после завершения процесса репликации и для начала следующего раунда репликации требуется новое поступление фактора.

**Лобоподии.** От лат. lobule – *небольшая лопасть* (долька в виде лопасти) и греч. podos – *нога*. Широкие лопастные псевдоподии, обрабатываемые клетками (см. **Филоподии**).

**Лоботомия.** От лат. lobus – *доля*, греч. tome – *рассекаю* и ia – *условия*. 1. Рассечение фронтальной доли коры больших полушарий, отделение нервных путей, идущих от таламуса к лобным долям\*. Операция проводилась с целью изменения поведения у больных с некоторыми формами психических заболеваний, а также как радикальный способ контролирования поведения человека. Операцию лоботомии предложил в 1936 г. американский хирург Эдгас Монис (Маниш)\*\*, а главным “реализатором” идеи был психиатр Уолтер Фриман. При его активном участии в США было проведено не менее 17 тысяч операций, которые делали даже детям\*\*\*. 2. Удаление различных долей головного мозга. 3. Разрез доли любого органа.

\*Существует представление, что лобные доли – “вместилище сдержанности”.

\*\*Эдгас Монис был убит очередным пациентом, ставшим ещё более буйным после проведённой операции.

\*\*\*Фриман модифицировал и упростил операцию и ездил по разным штатам на оборудованном для этих целей автомобиле (“Лобомобиле”).

**Лобэктомия.** От лат. *lobus* – *доля*, греч. *ektos* – *наружный* и *tome* – *рассекаю*. Термин используется для обозначения операции по удалению, с той или иной целью, доли лёгкого.

**Лоджинг.** От англ. *lodging* – *квартира* (снимаемая комната). Термин относится к описанию процесса *хоминга* стволовых клеток и означает удержание клеток в ткани-мишени посредством связывания со специфическими рецепторами (см. **Хоминг (хоуминг)**).

**Лодикула, лодикулы.** От лат. *lodricula* – *одеяльце*. 1. Маленькая плёночка. 2. Околоцветковые образования (чешуйки) у злаков, способствующие раскрытию цветка.

**Локулы.** От лат. *loculus* – *местечко* < *locus* – *место* (англ. *a place*) Маленькие полости. В микологии – полости у грибов группы локулоаскомицетов (локулоаскомицетов), в которых развиваются одна или несколько сумок (аск). В зоологии – камеры, полости, например, эпителиальные локулулы или гнёзда.

**Локулярный.** От лат. *loculus* – *местечко* < *locus* – *место* Относящийся к маленькой полости или разделённый на небольшие камеры, полости, гнёзда.

**Локус\*.** От лат. *locus* – *место*. 1. Место в хромосоме, в котором локализуется ген, отвечающий за данный признак. Локус может содержать любой аллель данного гена. Термин “локус” часто используется как синоним термина “ген”. 2. Место, где данный ген “картируется” на хромосомной карте. 3. Очаг (фокус) болезни.

\*Термин предложили в 1915 г. американский генетик Т. Х. Морган и его ученики (Стертевант, Мёллер и Бриджес).

**Локус сложный.** От лат. *locus* – *место*. Локус, генетические свойства которого не согласуются с принципом “один ген – один белок”.

**Локус-специфическое устройство.** От лат. *locus* – *место*. Термин, использующийся для названия участка связывания RT-мутаторсомы, обозначаемого как E<sub>i</sub>/MAR (intronic Enhancer/Matrix Attachment Region), с перестроенными иммуноглобулиновыми генами в активированных антигеном В-лимфоцитах. Благодаря этому участку соматические гипермутации затрагивают только переменные области иммуноглобулиновых генов (см. **Мутаторсома, Соматическое гипермутирование**).

**“Ломкая X-хромосома” (синдром “ломкой X-хромосомы”).** Заболевание, вызванное особой формой хромосомной аберрации (фрагильностью\* X-хромосомы) и характеризующееся разнообразными клиническими проявлениями от характерных торчащих ушей, удлинённой нижней челюсти и нарушений развития гениталий до нарушений психики и, главное, умственной отсталости. Наблюдаются также некоторые признаки, похожие на симптомы аутизма. При этом заболевании в первом экзоне гена FMR-1\*\*, локализованного в конце длинного плеча

X-хромосомы (в локусе Xq27.3), обнаруживается последовательность, состоящая из CCG и CGG повторов, копированных более 200 раз\*\*\* (иногда до тысячи раз), что приводит к формированию ломкого сайта и даже образованию цитологически выявляемого свободного фрагмента X-хромосомы. В результате белок, кодируемый геном FMR-1, не функционирует\*\*\*\*. Нормой же считаются от 5 до 30 (по некоторым данным до 60) повторов. Наследование заболевания подчиняется эффекту *антиципации* (экспансии тринуклеотидных повторов) (см. **Антиципация**).

\*От англ. fragile – *хрупкий, ломкий*.

\*\*Аббревиатура названия гена, произведённая от англ. “fragile X mental retardation 1” – *задержка умственного развития при ломкости X-хромосомы*. Ген экспрессируется в клетках мозга, и у мутантов-гемизигот (мужчин) с увеличенным числом повторов триплетов CCG и CGG проявляется психическими заболеваниями.

\*\*\*50–200 повторов CCG – это пограничное, но ещё стабильное состояние, представляющее собой вероятную зону экспансии (расширения) числа повторов.

\*\*\*\*Возможно, что ген просто эпигенетически “отключается” из-за наличия в сайте экспансии большого числа цитозинов, которые эффективно метилируются. Считается, что белок, кодируемый геном FMR-1, участвует в поддержании состояния пластичности во взаимодействиях между нейронами головного мозга, укрепляя или устраняя связи между ними, поскольку этот белок в норме таргетирует до 4 % экспрессируемой нейронами мРНК и может тормозить процесс трансляции. По-видимому, мозг использует этот белок как особую дополнительную форму контроля экспрессии генов на предтрансляционном уровне.

**Лордоз.** От греч. lordos – *выгнутый*. Изгиб позвоночника, обращённый выпуклостью вперёд (шейный и поясничный лордозы).

**Лотическая фация.** От англ. lotic – *проточный* (о воде) < лат. lotum (lavatum, lautum) – *омывать, орошать* и facio – *делать, совершать*. Обозначение текучих вод пресных водоёмов (см. **Реофилы**).

**Лоторальная зона.** От лат. < греч. lotos (lotus) – *лотос (Nelumbium), нильская лилия (Nymphaea lotus)*. Зона в прудах и озёрах, в которую легко проникает солнечный свет и которая часто занята цветковыми растениями, прикреплёнными к дну.

**Лоф.** От греч. lophos – *холм*. Гребень, соединяющий бугорки на жевательной поверхности коренных зубов.

**Лофотрихи.** От греч. lopho – *гребень* и trichos (trix) – *волос*. Форма жгутиковых бактерий, у которых множество волосков собраны на одном конце пучком.

**Лофофор.** От греч. lophophoros – *несущий гребень*. Щупальценосец. 1. Подковообразный гребень вокруг ротового отверстия у мшанок, несущий щупальца, покрытые ресничками. 2. Личиночные щупальца у *актинотроха* форонид. 3. Дефинитивные щупальца – передний конец тела, выступающий из трубки и несущий щупальца у форонид.

**Лохии.** От фр. lochos < греч. lochios – *роды* (буквально, вещи, обстоятельства, связанные с деторождением). Послеродовые выделения из матки в виде слизи, крови и некротизированных тканей отпадающей оболочки плода.

**ЛУКА.** Аббревиатура LUCA от англ. Last Universal Common Ancestor – *последний универсальный всеобщий предок*. 1. Название гипотетического первородного *единого мегаорганизма*, с которого по представлениям американского учёного Густаво Каэтано-Анольеса (Gustavo Caetano-Anolles) примерно 3–3.5 млрд. лет началась жизнь на Земле. Предполагается, что этот огромный организм в виде своеобразного роя первоклеток заполнял все океаны планеты, являя собой глобальный генетический обменный пункт, просуществовавший сотни миллионов лет. Идея\*\* о глобальном мегаорганизме отражает взаимоотношения между первичными клетками (протоклетками), которые ещё не конкурировали между собой, а, обмениваясь необходимыми для существования компонентами и информацией, сообща обеспечивали своё выживание. Стратегия выживания ЛУКА – это стратегия поведения и выживания роя, в котором множество отдельных организмов адаптируются лучше, чем единичные особи. Другими словами, ЛУКА – это глобальная система микроорганизмов, которая взаимодействовала как единое целое (см. **Белки**). Считается, что у ЛУКА генетическая информация сохранялась и воспроизводилась в виде РНК. От ЛУКА предположительно 2,9 млрд. лет назад возникли *три домена жизни\*\*\** – одноклеточные бактерии (Bacteria), одноклеточные архебактерии (археи, Archaea) и более сложные эукариотические клетки (Eucarya), от которых произошли в последующем многоклеточные организмы – растения, грибы и животные. Явление миру последних произошло примерно 640–600 млн. лет назад. Но если ЛУКА был РНК-несущим организмом, тогда откуда же взялась ДНК у представителей этих трёх доменов жизни, которые являются полноценными обладателями ДНКовых геномов? Клетки самого ЛУКА по внешнему виду вряд ли походили даже на архебактерии, а тем более, на современные бактерии. Считается, что это были крупные полиплоидные клетки, содержащие множество мелких линейных хромосом. В то же время, возможно, что усложнение генома ЛУКА происходило за счёт способности “протоклеток” обмениваться генетической информацией. ЛУКА – это “всемирная ярмарка генов”, которыми обменивались клетки за счёт горизонтального переноса информации, но не так, как это делают современные бактерии при “половом процессе”, а, скорее всего, путём слияния отдельных клеток между собой с последующим их произвольным делением. Можно также предположить, что “вселенская задача” ЛУКА заключалась, прежде всего, в наработке большого количества разнообразных генов\*\*\*\*, сохранявшихся в многокопийной форме. Изначальная избыточность генов (возможно и в форме полиплоидии), порождённая ЛУКА, была страховочным механизмом, позволяющим любой дочерней клетке,

возникающей при делении материнской клетки, получать минимальный набор генов, обеспечивающих её жизнеспособность в условиях отсутствия специализированного сегрегационного аппарата\*\*\*\*\* (к тому же, возможно, что “первоклетки” делились более чем на две части). Распад ЛУКА на три составных домена связывают с появлением в земной атмосфере кислорода и, вследствие этого, способности у клеток этого гипотетического гиганта самостоятельно снабжать себя всем необходимым без обязательного прежде “товарообмена”. Воистину: “Мавр сделал своё дело, Мавр должен уйти!”. В дальнейшем этот распад привёл к конкурентным взаимоотношениям и дивергентному разнообразию одноклеточных организмов, обладающих различными типами питания (автотрофия и гетеротрофия). Гетеротрофный тип питания или вторичная потеря автотрофности, в свою очередь, привели в дальнейшем к возникновению различных форм комменсализма, паразитизма и хищничества (см. **Археи**). 2. В популярной книге “Лестница жизни” (“Life Ascending”, 2007) английский биохимик Ник Лейн (Nick Lane) представляет ЛУКА “...не свободно живущей клеткой, а целым лабиринтом из минеральных клеток, стенки которого были выстланы каталитическим составом из железа, серы и никеля, получавшим энергию за счёт природного протонного градиента”.

Гипотеза существования ЛУКА правомочна уже по той причине, что у всех живущих в настоящее время организмов есть явные общие свойства, такие как: 1. Клеточность строения. 2. Генетическая информация записана в молекулах ДНК. 3. Белки кодируются с помощью универсального (почти) кода. 4. У всех существ одна разменная энергетическая монета – АТФ (аденозинтрифосфат). 5. Для всех живых существ характерен общий набор ключевых обменных процессов, в центре которых находится цикл реакций, называемый циклом Кребса.

\*Этот организм ещё называют *Каплука*.

\*\*Идея о мегаорганизме LUSA основана на относительно высоком консерватизме трёхмерной структуры белков, которая в ходе эволюции изменяется не так быстро как первичная последовательность ДНК. Каэтано-Анольес, просмотрев базы данных по белкам, обнаружил у нескольких сотен различных современных организмов от 5 до 11 % универсальных белков, чья структура как бы законсервировалась в процессе эволюции (см. **Белки**).

\*\*\*В 2006 г. была опубликована гипотеза Фортерра, согласно которой первыми организмами, несущими ДНК, были вирусы, которые, заразив “первородные организмы”, породили три независимых клеточных домена жизни (Forterre P. PNAS, 2006, v. 103, 3669–3674) (см. **Археи**).

\*\*\*\*Результаты, полученные нашими соотечественниками (в частности Евгением Куниным (Eugene Koonin) из НИИ, США), в работах по сравнительному анализу генов у клеточных организмов, геномы которых уже расшифрованы, показывают, что практически все они содержат около 60 *общих генов*. Считается, что все эти гены,

несомненно, были у общего предка и достались всем ныне существующим организмам в наследство. Эти гены кодируют белки, обеспечивающие наиболее древние и важные для жизнедеятельности клетки функции, биохимическая основа которых сохранилась неизменной до наших дней.

\*\*\*\*Митотический аппарат, как универсальный способ распределения генетического материала появился только у эукариотических клеток.

**Лысенко Трофим Денисович** (1898–1976). Сталинский народный академик, заслуживший кличку “Кощей”. Сторонник быстрой науки, печально известный в истории советской науки, как главный гонитель генетиков – “менделистов-морганистов-вейсманистов”, от которого пострадал и Николай Иванович Вавилов (1887–1943, погиб 26 января в Саратовской тюрьме) и многие другие генетики. Идеолог сумасбродной теории воспитательных воздействий (мероприятий) на живые организмы с целью создания новых сортов растений и пород животных, имеющих заданные свойства, что в совокупности называлось *мичуринской биологией*\*. Как “выдающемуся” селекционеру Лысенко удалось скрестить биологию с политикой и создать уродливый и очень зловерный гибридный организм, губительный для советской биологической науки и интеллектуальной жизни в целом.

\*Мичуринские принципы получения новых сортов растений (влияние друг на друга *привоя* и *подвоя*) и пород животных на поверку оказались несостоятельными.

**“Любовная стрела”**. Известковая игла у брюхоногих моллюсков (например, у виноградных улиток), которую они вонзают в тело полового партнёра для стимуляции его половой активности. Содержится в специальном объёмном органе, получившем название “мешок любовной стрелы”.

**Люмбаго**. От лат. *lumbago* – *прострел* < *lumbus*\* – *поясница*. Термин, использующийся для обозначения внезапных (приступообразных) сильных болей в области поясницы без описания их причины. Обычно возникают вследствие мышечных спазмов. Синоним – *прострел*.

\*Англ. *loin*, фр. *longe* – *поясница* (отсюда возникло слово *лонжа* – страховочная верёвка).

**Люмен**. От лат. *lumen* (*luminis*) – *цель, просвет, проём*. 1. В анатомии и гистологии – термин, обозначающий *просвет, пространство* внутри трубчатой структуры. Например, люмен дистального почечного канальца, заполненный первичным фильтратом. Со стороны люмена находится апикальная мембрана клеток, выстилающих почечные канальцы, а со стороны полости кровеносного сосуда – их базальная мембрана. 2. В клеточной биологии *люмен* – внутреннее пространство (содержимое) *транспортных систем клетки*, например, пространство полостей и цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭПР), или пузырьков (везикул). По своему происхождению это пространство как бы аналогично внеклеточному пространству (это легко понять,

представив, что содержимое везикулы после слияния мембран выливается наружу клетки).

**Люминальный.** От лат. *lumen* – *щель, просвет, проём*. Относящийся к просвету анатомической трубчатой структуры, например, кровеносного сосуда.

**Люпин.** От лат. *Lupinus* – *волчьи бобы* < *lupus* – *волк*. Травянистые растения семейства бобовых; дикоросы содержащие ядовитые алкалоиды (селекционерами выведены безалкалоидные сорта люпина).

**Лютеин.** От лат. *luteus* – *золотисто-жёлтый, жёлто-оранжевый, шафрановый*. 1. Жёлтый пигмент из группы флавонов, содержащийся в листовых овощах, таких как шпинат и кочанная капуста\*, и относящийся к естественным антиоксидантам. Низкое потребление лютеина коррелирует с высоким риском развития катаракты и провоцирует дегенерацию сетчатки. 2. Пигменты-липохромы, содержащиеся в желтке яиц и в жёлтом теле яичников (*corpus luteum*).

\*Из капустного сока был выделен *индолтрикарбинол*, который считается соединением, предотвращающим некоторые формы рака молочной железы. Хорошо известно, что в тех странах, где много едят капусты (Польша и Восточная Германия), частота встречаемости заболевания ниже, чем в других странах.

**Лютеолиз.** От лат. *luteus* – *золотисто-жёлтый, жёлто-оранжевый* и греч. *lysis* – *распад, растворение*. Дегенерация жёлтого тела (*corpus luteum*) яичника.

**Лютеинизирующий гормон (ЛГ).** От лат. *luteus* – *жёлто-оранжевый*. Гликопротеидный гормон из группа *гонадотропных*. Гормон назван так потому, что у млекопитающих он вызывает разрыв фолликулов и выход зрелых яйцеклеток с последующим превращением освобождённых фолликулов в “жёлтые тела” (“*corpora lutea*”), секретирующие прогестерон, способствующий сохранению беременности. У мужчин ЛГ стимулирует синтез тестостерона в интерстициальных клетках Лейдига в семенниках (тестикулах).

**Лютоиды.** От лат. *luteus* – *жёлтый* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Вакуоли (желтоватого цвета, откуда и получили своё название) латекса каучуконосной гевеи (*Hevea brasiliensis*), обладающие функциями лизосом. Содержат протеазу, ДНКазу, РНКазу, фосфатазу, β-галактозидазу и α-глюкозидазу.

**Люциферины.** От лат. *lucifer* – *несущий свет, светоносный*. Органические соединения, входящие в состав природных биолюминисцентных систем.

В 1887 г. Рафаэль Дюбуа (Raphaël Dubois, 1818–1896) обнаружил, что при смешивании светящихся органов моллюска с холодной водой в течение нескольких минут наблюдается свечение, однако при контакте с горячей водой оно быстро исчезает. Дюбуа предположил, что помимо кислорода для этого явления необходим еще какой-то компонент, который содержится именно в холодной воде. Таким образом, после опытов Дюбуа

стало понятно, что для биолюминесценции необходимы два компонента, один из которых при нагревании разрушается. Одно вещество он назвал “люциферин”, а другое, которое разрушается при нагревании, – “люциферазой”.

**Люцифераза.** От лат. *lucifer* – *несущий свет, светоносный* и суффикса “аза”, говорящего о том, что это фермент. Фермент, взаимодействующий с люциферин и приводящий к биолюминесценции.

**Лямблии.** От лат. *lambo* (*lambi*) – *лизать, облизывать*. Устаревшее название представителей рода жгутиковых (класса *зоомастигин*) – *жиардий\**, паразитирующих в тонком отделе кишечника и печени млекопитающих и человека. Имеют грушевидное, морфологически сложно организованное тело (до 30 мкм), несущее несколько жгутиков и *аксостиль*. Изучение рРНК показало, что лямблии наиболее древние (наряду с микроспоридиями) эукариотические организмы; они, как и прокариоты, лишены митохондрий и имеют рибосомы, содержащиеся в малой субъединице 16S РНК, вместо 18S РНК, характерной для эукариотических клеток (см. **Лямблиоз**).

\*От имени французского биолога Жиара (A. Giard, 1846–1908).

**Лямблиоз.** От лямблии и греч. *-osis* – *состояние*. Патологическое состояние, вызванное инвазией тонкого отдела кишечника и желчных протоков человека паразитическими жгутиковыми из рода жиардий. У человека паразитирует вид *Giardia lamblia* (раннее название *Lambliа intestinalis*). Инвазия паразита обычно протекает бессимптомно, но способствует выраженной алергизации организма и ухудшению течения сопутствующих инфекционных заболеваний. Со стороны крови характеризуется выраженной *эозинофилией* (см. **Лямблии**).

*“Прогресс создаётся молодыми учёными, ставящими опыты, о которых старые учёные говорили, что у них ничего не выйдет”.*

Ф. Вестхаймер

## М

*“Дело науки – возведение всего сущего в мысль”.*

А. И. Герцен

**Магнетосомы.** От греч. *magnetis* – *магнит* (руда железа) и *soma* – *тело*. Внутриклеточные включения магнетита ( $Fe_2O_3$ ) в бактериальных клетках (палочках, кокках, а также магнетотаксических спирилл, например, у *Aquaspirillum magnetotacticum*).

**Магноцеллюлярный.** От лат. *magnus* – *большой, обширный* и *cella* – *клетка*. Состоящий из крупных клеток, крупноклеточный.

**Мадрепоровая пластинка.** От ит. madrepora – *каменистые кораллы*. Наиболее крупная известковая пластинка аборальной стороны в скелете морских звёзд; часто имеет иную окраску, чем остальная часть центрального диска. На поверхности пластинки расположено множество радиально идущих ветвящихся борозд, на дне которых имеются поры, открывающиеся в каналы *амбулакальной системы* (см. **Амбулакральный**).

**Мадрепоры.** От ит. madrepora – *каменистые кораллы*. Кораллы, образующие острова и рифы, с очень сильно развитым известковым скелетом.

**Мажорные мРНК.** От итал. maggior < лат. major – *большой*. мРНК, представленные в клетке наибольшим числом копий.

**Майяра реакция.** Образование канцерогенов при нагревании некоторых видов пищи. Геном человека, по сравнению с другими видами животных, обладает особенностями, защищающими его от продуктов этой реакции.

**Макробиотик (macrobiotic).** От греч. makros – *большой* и bios – *жизнь*. 1. Долгоживущий (долгожитель). 2. Продлевающий жизнь, способствующий её увеличению.

**Макробиотика (macrobiotics).** Наука об увеличении продолжительности жизни.

**Макробласт (macroblast).** От греч. makros – *большой* и blastos (blast) – *росток*. Кроветворная клетка красного костного мозга, возникающая из *базофильного проэритробласта*. Эритробласт увеличенных размеров – предшественник *нормобласта* (макроэритробласт).

**Макрогаметофит.** От греч. makros – *большой*, gamete – *половая клетка (супруга, жена)* и phyton – *растение*. У цветковых растений – эмбриональный мешок.

**Макроглия (macroglia).** От греч. makros – *большой* и glue (glia) – *клейкое вещество*. Глиальная ткань мозга (см. **Астроциты, Глия**).

**Макролиды.** Антибиотики, синтезируемые некоторыми актиномицетами. В основе их строения лежит макроциклическое лактонное кольцо (макролид). К макролидам относится эритромицин, в молекуле которого лактонное кольцо связано с остатками двух сахаров – *дезозамина* и *кладинозы*.

**Макромолекулы (macromolecules).** От греч. makros – *большой, крупный, длинный* и лат. molecula – *массочка*. Вещества, молекулы которых имеют массу от нескольких тысяч до миллионов дальтон (Da)\*. По структуре обычно представляют собой полимеры (биополимеры), например, такие как нуклеиновые кислоты и белки. Интересно отметить, что чем глубже наука изучает молекулярный уровень биологических процессов, тем становится яснее их поразительное единство у всех организмов.

\*Да (Да) –  $1,67 \times 10^{-24}$  г.; название этой единицы измерения массы произведено от имени английского физика и химика Джона Дальтона, который в 1803 г. ввёл понятие “атомный вес” (см. также **Дальтонизм**).

**Макронуклеус (macronucleus)**. От греч. makros – *большой* и nucleus – *ядро*. Большое полиплоидное ядро у представителей типа (подтипа) инфузорий (свободноживущих ресничных (*Ciliata*) и паразитических, например, для человека балантидий (*Balantidium*), а также сосущих (*Suctoria*) инфузорий), обладающее метаболическими функциями. Макронуклеус представляет собой, буквально “мешок” с отдельными функциональными фрагментами генома (в основном готовыми генами\*), несущими на обоих концах теломеры, и при бесполом размножении делится прямым способом – *амитозом*. Не участвует в половом размножении и при половом процессе разрушается (явление *диминуции*) (см. **Амитоз**, **Микронуклеус**, **Диминуция**). Синонимы – *вегетативное ядро*, *трофическое ядро*.

\*Гены генеративного ядра разделены удаляемыми фрагментами (элиминируемыми вставками IES – *internal eliminated segments*), а участки, предназначенные для макронуклеуса (MDS – *macronucleus destined sequences*), расположены у некоторых видов (инфузорий класса *Spirotrichea*) не в том порядке, в каком они находятся в макронуклеусе. При созревании макронуклеуса IES удаляются, а MDS выстраиваются в нужном порядке (см. **Перемешанные гены**). Удаляются также короткие (< 50 п.н.) разделяющие гены последовательности BES (*breakage eliminated sequences*), по флангам которых расположены сайты разрезания хромосом.

**Макропиносомы**. От греч. makros – *большой, длинный*, pinein – *пить* и soma – *тело*. Крупные эндоцитозные пузырьки (везикулы), которые образуются в виде складок клеточной поверхности, захватывающих внеклеточную жидкость. Образование складок\*, по сути, представляющих собой ненаправленные псевдоподии (ложноножки), является одной из многочисленных форм фагоцитоза.

\*С помощью сканирующей электронной микроскопии было установлено, что поверхность стимулированных к пролиферации клеток, а также клеток, находящихся в экспоненциальной фазе роста, покрыта многочисленными микроворсинками, которых нет на поверхности покоящихся клеток. Показано также, что факторы роста увеличивают складчатость клеточной поверхности. Некоторые патогенные микроорганизмы для проникновения в клетку способны стимулировать образование складок на её поверхности.

**Макросомия (macrosomia)**. От греч. makros – *большой, длинный*, soma – *тело* и -ia – *условия*. Патологическое увеличение размеров тела (**гигантизм**). Макросомия может быть *питуитарной* (обусловленной увеличением секреции гормона роста), *церебральной* (повышенные размеры и масса тела наблюдаются уже при рождении, а затем происходит ускоренный рост тела до 4–5 лет), а также *евнухоидной* (при которой высокий рост сопровождается недоразвитием половых органов)

(см. **Акромегалия**). Очень высокий рост характерен и для больных гомоцистинурией (см. **Гомоцистинурия**).

**Макрофаги\*** (**macrophages**). От греч. makros – *большой* и phagos – *пожирающий*. Клетки неспецифической защитной системы организма, компоненты врождённого клеточного иммунитета, образующиеся из клеток-предшественников – *моноцитов*. Иначе, *моноклеарные лейкоциты* (зрелые формы моноцитов), а также тканевые фагоциты (формируют *ретикуло-эндотелиальную ткань*). Большею частью это подвижные клетки, патрулирующие ткани всего организма в поисках инфекционных агентов\*\*, представленные тремя пластичными клеточными субпопуляциями – M1, M2 и Mox\*\*\*, которые, соответственно, участвуют в процессах воспаления, процессах восстановления повреждённых тканей, и в защите организма от оксидантов. Обладают ярко выраженной способностью к фагоцитозу\*\*\*\* и продуцируют ряд биологически активных веществ, таких как *цитотоксины*, *лейкотриены*, *интерфероны*, факторы, стимулирующие рост клеток эндотелия и гладкомышечных клеток, а также *цитокины* (монокины) – регуляторы иммунного ответа и индукторы воспалительных реакций. Часть цитокинов являются “сигналами тревоги”, привлекающими другие клетки к месту инфекции. Поглощают (фагоцитируют) не только микробные клетки, но и изношенные, повреждённые клетки макроорганизма-хозяина, а также их фрагменты (способны образовывать больше 120 пиносом в минуту). Образно их называют “дворниками”, “уборщиками” и “мусорщиками”. Могут нести на своей поверхности изменённые антигены, благодаря чему создают запас антигенов для продолжительной стимуляции В- и Т-клеток. Наконец, в системе *адаптивного иммунитета* макрофаги играют роль *антигенпредставляющих* клеток (см. **Моноциты**). Синонимы – *фагоциты*, *полибласты*.

\*Открыты в 1883 г. Ильей Ильичём Мечниковым (1845–1916), как главные фигуранты процесса фагоцитоза, в экспериментах на личинках медузы.

\*\*Считается, что в поисках “врагов” эти клетки проходят сотни тысяч километров!, проникая во все уголки организма (быть может, исключая специальные природные барьеры, такие как гематоэнцефалический барьер?).

\*\*\*В зависимости от микроокружения могут изменять свой фенотип и играть различные роли. Mox-макрофаги встречаются в значительных количествах в атеросклеротических бляшках.

\*\*\*\*Их, как и нейтрофилы, называют “профессиональными фагоцитами”.

**Макрофаги армированные.** От лат. armare – *снаряжать, оснащать*. Макрофаги, несущие на поверхности определённые иммуноглобулины, в результате чего обладающие специфичностью по отношению к определённому антигену.

**Макрофаги пенистые (англ. foam macrophage).** Макрофаги субпопуляции M1, претерпевшие своеобразный метаморфоз из-за переполненности цитоплазмы жировыми включениями, состоящими из холестерина и жирных кислот (ЛПНП). Присутствуют в больших количествах в атеросклеротических бляшках. Превращение стимулируется воспалительными процессами и связано с выключением так называемых “липидных сенсоров”\*, контролирующих нормальный липидный обмен (см. Куркумин).

\*Группа ядерных рецепторов, способных взаимодействовать с липидами.

**Макроцит (macrocyte).** От греч. makros – *большой* и kytos – *клетка*. Эритроцит больших, чем интактные эритроциты, размеров (см. Макроцитоз).

**Макроцитоз (macrocytosis).** От греч. makros – *большой, длинный*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Патологическое состояние крови, характеризующееся значительным увеличением числа эритроцитов с диаметром, превышающем 8 мкм. *Макроцитоз* характерен для пернициозной анемии (сдвиг вправо кривой распределения Прайса-Джонса) (см. Пернициозная анемия).

**Максизимы.** От англ. maxi – часть составных слов, обозначающая нечто, что большего размера < maxime – *больше всего* и греч. enzyme – *закваска (фермент)*. Модифицированные рибозимы, активность которых можно контролировать с помощью малых регуляторных молекул (см. Рибозимы).

**Максилломандибулярный (maxillomandibular).** 1. В зоологии, челюстной (челюстная дуга). 2. В анатомии позвоночных, верхне- и нижнечелюстной (см. Максиллы).

**Максиллы.** От лат. maxilla < mala – *челюсть*. 1. Вторая и третья пары челюстей у ракообразных и вторая, или нижняя, пара челюстей у многоножек и насекомых. У членистоногих с грызущим ротовым аппаратом максиллы прокалывают добычу, разрывают или перетирают пищу, а у животных с сосущим ротовым аппаратом образуют хоботок для сосания. 2. У позвоночных, максилла – *верхняя челюсть* (нижняя челюсть – мандибула) 3. В орнитологии, максилла – *надклювье*.

**Макула.** От лат. macula – *пятно*. Жёлтое пятно – центральная часть сетчатки глаза, в котором плотно упакованы зрительные фоторецепторы – колбочки. Именно макула позволяет чётко видеть мельчайшие детали при прямом взгляде на объекты.

**Макулодистрофия.** От лат. macula – *пятно* (жёлтое пятно сетчатки глаза) и *дистрофия*. Заболевание глаз, развивающееся в пожилом возрасте и приводящее к потере зрения в результате гибели пигментных клеток жёлтого пятна сетчатки глаза. В 2014 в Японии впервые была проведена трансплантация в глаз 70-летней пациентке слоя клеток пигментного эпителия сетчатки, размером 1,3×3,0 мм, выращенного в результате направленной дифференцировки из плюрипотентных индуцированных

стволовых клеток (*iPSC*), которые, в свою очередь, были получены по методу Синья Яманака из клеток кожи пациентки (см. **Факторы Яманаки**). Японские учёные пока не надеются полностью восстанавливать с помощью этого метода потерянное зрение, но останавливать дальнейшее развитие болезни считают вполне возможным\*\*. Синонимы – *возрастная макулярная дегенерация, дегенерация жёлтого пятна*.

\*В 2005 г. Роберт Клейн с соавторами из Рокфеллеровского университета (Нью-Йорк, США) показали, что возрастная макулодистрофия связана с точковой мутацией в гене, ответственном за регуляцию воспалительного процесса.

\*\*Если удастся доказать безопасность метода в отношении индуцированного подсадкой клеток канцерогенеза и иммунного отторжения трансплантата.

**Макулопатия.** От лат. *macula* – *пятно* (жёлтое), греч. *pathos* – *страдание* и *-ia* – *условия*. Совокупное название патологических процессов, происходящих в жёлтом пятне сетчатки, при различных заболеваниях глаз.

**Малеиновая кислота.** От лат. *malum* – *яблоко*. Яблочная (двухосновная) кислота. Синоним – *малат*.

**Малигнизация.** От лат. *malignus* – *злой, гибельный, вредный* (англ. *malignancy*). Процесс перерождения нормальной клетки в злокачественную. (приобретение злокачественности). Согласно классическому определению, *злокачественность* – это способность клеток к бесконечному делению, инвазии в соседние ткани и способность к метастазированию, т. е. миграции на большие расстояния с последующим эктопическим ростом (см. **Эктопический**). Фактически в процессе малигнизации раковые клетки окончательно утрачивают все ограничения, присущие нормальным клеткам. При этом с течением времени состояние малигнизации усугубляется, и раковые клетки становятся всё менее дифференцированными, и всё более способными к инвазии (явление “сверхмалигнизации”). В то же время в клинической практике диагноз малигнизации ставится в гораздо большей степени на основании архитектоники опухолевой ткани, чем на основании морфологии и состояния отдельных клеток.

**Малые ГТФазы семейства Rho (малые G-белки).** Семейство низкомолекулярных клеточных белков (в клетках человека обнаружено не менее 20 таких белков), вызывающих специфические перестройки актинового цитоскелета и адгезионных структур (образование протрузий, фокальных контактов, формирование актиновых пучков и стресс-фибрилл), и тем самым регулирующих клеточную миграцию. Наиболее хорошо изучено влияние на клеточную миграцию белков подгрупп Rho, Cdc42 и Rac, для каждой из которых существуют свои мишени. Активация RhoA/B приводит к образованию сократимых филаментов, содержащих актин и миозин II (фосфорилирует лёгкие цепи обычного миозина)\*, а также стресс-фибрилл. Активация Cdc42 индуцирует образование связок

актиновых филаментов и формирование филоподий, а белки подгруппы Rac1/2 индуцируют образование ламеллоподий и раффлов. Эти белки *in vitro* гидролизуют с низкой скоростью ГТФ (GTP), которая *in vivo* усиливается белками GEFs (*guanine nucleotide exchange factors* – факторы, усиливающие обмен гуаниновых нуклеотидов), а также белками GAPs (*GTPase activating proteins* – белками, активирующими ГТФаза). Показано, что Rho-белки могут соединяться с белками GDIs (*guanine nucleotide dissociation inhibitors*), которые подавляют взаимодействие их с плазматической мембраной, но не препятствуют взаимодействию с белками-мишенями.

\*Так называемый *обычный миозин* входит в состав скелетных мышц, миокарда и гладких мышц. Немышечные изоформы обеспечивают передвижение клеток, цитокинез, поддержание формы и полярности клеток не только у *метазоа*, но и у грибов и простейших.

**Малые цитоплазматические РНК (мцРНК).** Небольшие РНК, присутствующие в цитоплазме. Иногда обнаруживаются также и в ядре.

**Малые ядерные РНК (мяРНК, snRNA).** Малые РНК, присутствующие только в ядре. Участвуют в реакциях процессинга и сплайсинга гяРНК (в составе малых ядерных нуклеопротеидных частиц), а также в других регуляторных реакциях.

**Малые ядерные нуклеопротеидные частицы.** От англ. эквивалента “*small nuclear ribonucleic particles*”, сокращённо “*snurps*”. Небольшие стабильные РНК-регуляторы. Обозначаются буквой U.

**Малые ядрышковые РНК.** Малые РНК, локализованные в ядрышках и участвующие в процессинге и модификации (например, метилировании) прерибосомных РНК (45S РНК) или рибосомных РНК. Возможно, что они позволяют находить на рРНК комплементарные участки и привлекают к ним модифицирующие ферменты (см. **Фибрилларин**).

**Мальабсорбция.** От лат. *malus* – *плохой, дурной, злой* < *mal* – *зло, плохо* (фр. *mahl*) < лат. *malum* – *расстройство, болезнь, порок развития* и лат. *absorbatio* – *поглощать*. Недостаточное (нарушенное) всасывание в желудочно-кишечном тракте каких-либо нутриентов. Например, при *синдроме мальабсорбции* у детей (особенно у грудничков) нарушается всасывание железа в пищеварительном тракте.

**Мальпигиев слой\*.** Глубокие слои клеток многослойного плоского эпителия кожи (эпидермиса). Можно также определить как внутренний слой кожи, подстилающий эпидермис. Прилегает к соединительно-тканной основе кожи. В мальпигиевом слое происходит пролиферация клеток эпителия (ростковый, или зародышевый слой эпидермиса).

\*Название получил от имени итальянского биолога и врача Марчелло Мальпиги (Malpighi, 1628–1694 гг.).

**Мальпигиевы пузырьки (тельца)\*.** 1. Клубочки артериальных капилляров в почечных нефронах позвоночных (кроме рыб) и человека,

осуществляющие фильтрацию жидкости из крови в почечные каналцы.  
2. Лимфоидные узелки в ретикулярной ткани селезёнки - место формирования лимфоцитов.

\*Названы по имени итальянского биолога и врача М. Мальпиги.

**Мальпигиевы сосуды\***. Выделительные органы у насекомых, паукообразных и многоножек. Анатомически представляют собой длинные трубчатые выросты стенки кишечника, расположенные на границе средней и задней кишки, свободный конец которых оканчивается слепо, а другой соединён с полостью кишечника. У насекомых и многоножек выводят мочевую кислоту (в виде кристаллов, поступающих в кишечник), а у паукообразных – преимущественно гуанин.

\*Названы по имени итальянского биолога и врача Марчелло Мальпиги (1628–1694).

**Мальтаза.** От англ. malt – *солод, солодовый напиток* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент слюны, расщепляющий дисахарид мальтозу на две молекулы виноградного сахара (глюкозу). Осуществляет второй этап гидролитического расщепления крахмала пищи после амилазы (диастазы) слюны.

**Мальтоза.** От англ. maltose, где malt – *солод* и суффикса “оза”, указывающего на то, что это сахар. Солодовый сахар. Дисахарид, состоящий из двух молекул глюкозы – промежуточный продукт расщепления крахмала.

**Малярия.** От итал. *malare* – “*плохой воздух*”. Паразитарное заболевание, вызываемое внутриклеточными паразитами – малярийными плазмодиями (в частности, *Plasmodium vivax* и *Plasmodium falciparum*\*), поселяющимися в эритроцитах. Проникновение возбудителя малярии в эритроциты осуществляется через связывание его с поверхностными рецепторами, представленными гликопротеином (белком Даффи), относящимся к системе группы крови Duffy\*\*. Плазмодии передаются комарами рода Анофелес (*Anopheles gambiae*), концентрация которых выше около водоёмов. Поэтому люди издревле старались не селиться в низинах, около болот, где по поверьям был “плохой воздух”, откуда и возникло название болезни. Раньше в России малярию называли *лихоманкой*. Интересно отметить, что наибольшей устойчивостью к малярии и одновременно к туберкулёзу обладают камерунские *пигмеи мбути*, у которых обнаружены уникальные однонуклеотидные полиморфизмы (кластеры “снипов”) в генах, отвечающих за иммунитет. Один из вариантов такого гена, обозначаемого как CISH, расположен на хромосоме 3 и встречается только у пигмеев. Одновременно при таком варианте гена подавляется образование рецептора, связывающего гормон роста *соматотропин*. Отсюда следует, что низкий рост пигмеев и их иммунитет воедино связаны физиологически (см. **Нанизм**). И это один из примеров того важного факта, что гены объединены в сети, а не функционируют поодиночке.

Из всех инфекционных и паразитарных заболеваний малярия занимает первое место по числу жертв, которые человечество заплатило этой болезни (малярия непревзойдённый убийца!). До сих пор малярией ежегодно в мире заражается до 200 млн. и погибает до 600 тысяч человек. Обитая в эритроците, плазмодий буквально прячется от иммунной системы хозяина, а чтобы не попасть в селезёнку и избежать уничтожения в ней, прикрепляет эритроцит к сосудистой стенке, что способствует гемостазу. Малярийный плазмодий избегает также уничтожения, сливаясь с клетками иммунной системы жертвы и подавляя активность собственных генов с помощью специального белка Sir2, который “выключает” гены плазмодия, буквально, “обертывая” их. У плазмодия обнаружено 60 генов, кодирующих белок Sir2, и в каждый момент времени активен только один из них. Интересно добавить, что у наземных позвоночных малярия встречается почти повсеместно. В 2003 г. были расшифрованы геномы плазмодия и его переносчика комара Анофелеса (см. **Хинин, Артемизинин**). Интересно отметить, что снижение уровня заболеваемости малярией приводит к увеличению уровня заболеваемости диабетом I типа!

\*Возбудитель малярии был открыт в 1888 г. французским врачом и паразитологом Шарлем Луи Альфонсом Лавераном (Laveran, 1845–1922), получившим в 1907 г. Нобелевскую премию. Установлено, что вид *Plasmodium falciparum* произошёл примерно 10 тыс. лет назад от другого вида *Plasmodium reichenowi*, который инфицирует шимпанзе. Развитие болезни связано с прохождением паразита через несколько стадий. На первой – инфицированный комар впрыскивает в кровь человека спорозоиты, которые инфицируют гепатоциты. Через 8–25 дней спорозоиты созревают до тканевых шизонтов. Зрелые шизонты продуцируют тысячи мерозоитов, инфицирующих эритроциты. В эритроцитах затем развиваются повторяющиеся циклы (каждые 48–72 ч) бесполой репликации паразита (мерозоит → трофозоит → незрелый шизонт → зрелый шизонт → мерозоит и т. д.). Синхронное высвобождение мерозоитов из эритроцитов совпадает с приступами озноба и лихорадки. Некоторые мерозоиты могут развиваться в незрелые половые клетки (мужские и женские гаметоциты), которые превращаются в гаметы, способные к оплодотворению только в теле комара. Здесь формируется зигота, развивающаяся в ооцисту, которая разрывается с освобождением спорозоитов, перемещающихся в слюнные железы комара.

\*\*Белок Даффи присутствует также в ткани головного мозга, в селезёнке и почках, поскольку экспрессия его гена регулируется несколькими независимыми энхансерами, специфичными для каждого вида ткани. У жителей Западной Африки, эндемичной по малярии, этот белок не образуется и они устойчивы к малярии; это означает, что произошла адаптация в результате селективной утраты экспрессии гена. Связана она с тем, что энхансер в эритроцитарной линии клеток претерпел транзицию Т→С в сайте связывания с определённым фактором транскрипции и перестал “работать” (см. также **Фавизм**).

**Маляция.** От лат. *mollitio* – *разрушение* < *malus* – *плохой, дурной, злой* < *mal* – *зло*. Нарушение, утрата характерной консистенции и связей в органах и тканях. Слово входит в состав составных терминов, например, таких как *остеомаляция* (разрушение или размягчение костной ткани) и *трахеомаляция* (разрушение трахеи). Синоним – *малакозис* (от греч. *malakosis* – *размягчённый*).

**Мамма (маммила).** От лат. *mamma* (*mammilla*) – *молочная железа, грудь женщины*, а также *вымя* (*bag*) у самок животных. Отсюда происходит название класса млекопитающих – *Mammalia* (*mammal*, *mammalian* – *млекопитающее животное*)\*.

\*Шведский натуралист и естествоиспытатель – родоначальник таксономии Карл Линней (*Carl Linnaeus*, 1707–1778) классифицировал группу позвоночных животных как млекопитающих, опираясь на их главный признак – наличие у самок молочных желёз, производящих секрет для вскармливания детёнышей – молоко (см. **Лактация**).

**Мамиллярный.** От лат. *mamilla* (*mamma*, *mammae* – *молочная железа*) (англ. *a nipple*) – *сосок, грудь (женская), вымя* (у животных). Сосцевидный, относящийся к соску, относящийся к молочной железе (англ. *mamary* – *грудной, молочный*, *mamelon* – *сосочек*).

**Мандибулы.** От лат. *mandibula* – *нижняя челюсть* < *manda* – *грызу*. Первая пара челюстей у насекомых и ракообразных. Синоним – *жвалы*.

**Маннит.** От греч. *manna* < др. евр. *mân* – *дар*\*. Шестиатомный спирт. При окислении маннита образуется фруктоза. Синоним – *маннитол*.

\*Слово “манна” известно с библейских времён в виде идиомы “манна небесная”, или “небесный дар” – пища, якобы падавшая с неба для странствовавших по Синайской пустыне евреев.

**Маннитол.** Шестиатомный алифатический спирт, присутствующий во многих растениях, а также в водорослях\* и грибах, овощах и плодах (например, в моркови и ананасах). Выделяется на поверхности коры у некоторых деревьев, например, оливковых или ясеня, а также аравийского тамарикса\*\*. Получают электролитическим восстановлением фруктозы. Обладает свойствами сорбента. В клинической практике используется как осмотический диуретик. Синоним – *маннит*.

\*Особенно много маннитола в бурых водорослях из семейства ламинариевых (морская капуста).

\*\*Засохшие выделения *маннита* на коре аравийского тамарикса (*Tamarix mannitera*).

**Мантия.** От среднегреч. *mantion* (лат. *mantellum*) – *покров, покрывало, плащ* 1. Наружная тонкая складка кожи, покрывающая всё тело или только его часть у моллюсков (раковинных и головоногих), а также у плеченогих и усоногих ракообразных. Ресничные клетки мантии у водных форм обеспечивают ток воды через мантийную полость, а специализированные секреторные клетки мантии, руководствуясь сигналами, поступающими от чувствительных окончаний, выделяют материал, из которого строится наружный скелет (раковина). В толще

раковин присутствуют пигменты, расположенные таким образом, что возникает определённый рисунок, который мантия способна распознавать по вкусу, “облизывая” край раковины, и достраивает его, руководствуясь ранее заложенным планом (узнаёт, где расположить рог, где провести ровную линию края, или сделать бугорок). Таким образом, рисунок на раковине, распознаваемый мантией через вкус, – это руководство к будущему строительству. Мантия у головоногих моллюсков распознаёт характер и особенности окраски окружающей среды и способна за миллисекунды менять свою окраску, мимикрируя моллюска. 2. У оболочников мантия называется *туникой* (см. **Туника**). 3. У позвоночных животных мантией называется новая кора головного мозга (см. **Неопаллиум, Паллиум**).

**Манту реакция (проба).** Диагностическая проба, направленная на раннее выявление туберкулёза, предложенная в 1908 г. французским учёным Шарлем Манту. Основана на выявлении аллергической кожной реакции и проводится внутрикожным введением *туберкулина* – фильтрата автоклавированной бульонной культуры *Mycobacterium tuberculosis*, являющейся гаптенем (от лат. *tuberculum* – *бугорок*; в поражённых органах (лёгкие, кожа, почки, кишечник) при туберкулёзе развиваются мелкие пузырьки со склонностью к так называемому “творожистому” распаду). Позднее стали применять очищенные белковые производные туберкулина (PPD – purified protein derivative of tuberculin). В настоящее время только около 7 % людей, имеющих положительную реакцию, больны туберкулёзом. Поэтому от проведения реакции Манту отказались.

**Мануальный.** От лат. *manualis* – *ручной* < *manus* – *рука* (у животных, *передняя лапа*). Буквально, *ручной*, или *производимый руками*. Например, *мануальная терапия*.

**Манубриум.** От лат. *manubrium* – *рукоятка, ручка* < *manus* – *рука*. Длинный ротовой хоботок (стебелёк) у гидроидных медуз, имеющий на конце ротовое отверстие и окружённый четырьмя лопастными щупальцами.

**МАР-киназы.** Аббревиатура от англ. *mitogen-activated protein kinases* – *митоген-активированные киназы*. Киназы, лежащие на последней ступени (“downstream”) внутриклеточной передачи митогенного сигнала, субстратами которых обычно являются факторы транскрипции. В ядро МАР-киназы проникают только в фосфорилированном виде. Семейство МАР-киназ насчитывает более десятка белков с М.м. 37-45 kDa и включает группу киназ ERK (“extracellular signal-regulated kinases”), связанных с митогенами (факторами роста), группу киназ JNK (“c-Jun N-terminal kinase”), субстратом которых служит протоонкоген c-jun, и группу p38, которые активируются цитокинами и факторами, вызывающими клеточный стресс. Сами МАР-киназы активируются вышерасположенными (“upstream”) протеинкиназами MEK или MKK (митоген-активируемыми киназами киназ), каждая из которых фосфорилирует только свою конкретную МАР-киназу.

**МАР-киназ фосфатазы.** Семейство лабильных белков-фосфатаз (например, МКР-1), инактивирующих МАР-киназы (ERKs). Являются частью сложного механизма, препятствующего длительной активации ERKs.

**Маразм.** От греч. *marasmus* – *истощение*. Состояние полного упадка психической деятельности, физического и умственного упадка (психофизического), как правило, в результате атрофии участков коры головного мозга при патологическом старении. Угасание функций, сопровождающееся атрофией органов. Различают алиментарный (дистрофический, а также “болезнь отёчная и голодная”), психический и старческий (сенильный) маразм. Синоним – *атрепсия*.

**Маргинотомия.** От лат. *margin* – *край*, греч. *tomē* (*tomia*) – *разрезаю* и *-ia* – *условия*. Термин, означает уменьшение длины концов хромосом в процессе деления клеток (в процессе репликации ДНК) Другими словами, “недорепликация” концов хромосом при репликации. В процессе маргинотомии клетка “приносит в жертву” буферные зоны на концах хромосом – *теломеры* (ранее их называли *телогены*). Механизм маргинотомии заложен в способе репликации ДНК с помощью ДНК-полимеразы, нуждающейся в свободном 3'-ОН конце для элонгации полинуклеотидной цепи (см. **Теломеры**).

**Марита.** От англ. *marital* – *супружеский, брачный*. Половозрелый сосальщик.

**Маркёр.** От фр. *marque* – *метка* (англ. *marker* – *указатель, ориентировочный знак* < *mark* – *метка, знак, след*). 1. В общем смысле – некоторое свойство организма, передаваемое потомству, а также измеряемый параметр, например, уровень “плохого” холестерина, или присутствие определённой молекулы или метаболита. Каждый маркёр имеет своё материальное выражение (белковые или генетические маркёры). 2. Фактор, отличительная особенность, свойство, по которым может быть распознана или идентифицирована клетка. Представляют собой поверхностные или внутриклеточные молекулы, характерные для клеток определённой линии. В процессе дифференцировки клеток или при патологии маркёры могут меняться (появляются новые маркёры) (см. **Опухолевые маркёры, Биомаркёры**). Синоним – *биомаркёр*.

**Маркёры адресные.** От фр. *marque* – *метка* (англ. *marker* – *указатель, ориентировочный знак*). Биохимические сигналы, обеспечивающие *сортировку* в транс-сети аппарата Гольджи и последующее *адресное направление* мембранных компонентов и секретируемых веществ к соответствующим участкам плазматической мембраны полярной клетки, а также к различным компартментам внутри клетки. Так к апикальной поверхности клетки направляются пузырьки (везикулы), содержащие белки, связанные с липидным бислоем с помощью GPI-связи (GPI-якоря)\*.

\**Глицеролфосфоинозидный якорь*. При этом гидрофобная липидная зона якоря утоплена в плазматическую мембрану.

**Маркёры генетические.** От фр. *marque* – *метка, отметка* (отметчик). Любые аллели, используемые в экспериментах в качестве репера или опорной метки положения генов.

**Маркёры ДНК.** От фр. *marque* – *метка, отметка*. Фрагменты ДНК известного размера, используемые для калибровки фрагментов в электрофоретическом геле.

**Маркёры ESTs.** От фр. *marque* – *метка, отметка* и аббревиатура англ. “*expressed sequence tags*” – *маркёры экспрессируемых последовательностей*. Частичные последовательности кДНК, получаемые при случайном секвенировании клонов из библиотек кДНК, которые могут служить маркёрами, позволяющими устанавливать положение генов.

**Маскулинизация.** От лат. *masculus* (*masculus*) – *мужской*. Развитие вторичных мужских половых признаков. Другими словами, приобретение признаков, характерных для самца. Термин используют в большей степени применительно к женским особям, приобретающим в результате гормональных нарушений мужские черты. Синоним – *вирилизация*.

**Мастигиум.** От греч. *mastix* – *кну́т*. В зоологии, защитный задний жгутик у некоторых личинок.

**Мастигонемы.** От греч. *mastix* – *кну́т* и *nema* – *нить*. Волоски, которыми покрыт большой из жгутиков у разножгутиковых зелёных водорослей, сперматозоидов бурых водорослей, динофлагеллят, криптомонад и водных грибов. Образуют так называемые “ветвистые жгутики”.

**Мастигоспоры.** От греч. *mastix* – *кну́т* и *spora* – *семя, сев.* Споры, несущие жгутик.

**Мастит.** От греч. *mastos* – *женская грудь* (сосцы) и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление ткани молочной железы\* различной этиологии. Различают мастит флегмонозный, плазмоцитарный (опухолеподобные инфильтраты), ретромаммарный (воспаление тканей, лежащих кзади от молочной железы – *парамастит*). Синоним – *грудница*.

\*Интересно отметить библейское замечание об особенностях строения тела человека: “Господь поместил груди на уровне сердца, чтобы младенец не видел срамного места, как это происходит у животных”.

**Мастоидный.** От греч. *mastos* – *грудь* (сосцы) и *eidos* – *сходство, вид*. Сосцевидный, например, сосцевидный отросток.

**Мастопатия.** От греч. *mastos* – *грудь* (сосцы) и *pathos* – *страдание*.  
1. Любое заболевание молочной железы. 2. Заболевание молочной железы, при котором в ней появляются доброкачественные образования (узлы) с невысокой вероятностью (до 10 %) перерождающиеся в злокачественные. Одна из причин *мастопатии* – гормональные дисфункции, возникающие в период менопаузы (климактерический возраст), а также как следствие абортов и эндокринных заболеваний.

**Мастоцитома.** От греч. *mastos* – *грудь*, *kytos* – *клетка* и *oma* – *опухоль*. Скопление тучных клеток, похожее на опухоль.

**Мастоцитоз.** От греч. *mastos* – *грудь*, *kytos* – *клетка* и *-osis* – *состояние*. Избыточные скопления тучных клеток в виде пигментных пятен кожи, а также внутренних органов. Синоним – *крапивница пигментная*.

**Мастоциты (устар.).** От греч. *mastos* – *грудь* и *kytos* – *клетка*. Клетки мезенхимного происхождения, содержащие во внутриклеточных гранулах (везикулах) большое количество гепарина и биоактивных аминов – гистамина и серотонина. Относятся к группе иммунокомпетентных клеток, обеспечивающих первичную реакцию иммунной системы на инфекцию, привлекая к месту её проникновения в организм другие иммунные клетки. Гистамин, высвобождаясь из везикул, не только является медиатором воспаления, но и помогает продвижению мастоцитов через пучки коллагеновых волокон, между которыми мастоциты мигрируют в тканях. Синонимы – *тучные клетки*, *гепариноциты*, *клетки Эрлиха* и *лаброциты* (см. **Лаброциты**, **Тучные клетки**).

**“Материнская звезда”.** Термин, обозначающий упорядоченную фигуру в расположении хромосом в метафазе митоза, к которым прикреплены нити митотического аппарата. Синоним – *“фигура экваториальной пластинки”*.

**Материнский эффект.** Явление, при котором потомки по некоторым признакам больше напоминают матерей, чем отцов. Другими словами – предпочтительное проявление у потомства генетических маркёров матери. Эффект обусловлен тем, что при развитии потомства среда, созданная организмом матери, оказывает большее влияние на онтогенез, чем генетическое влияние отца. Иногда это воздействие бывает неблагоприятным (пример – гемолитическая желтуха новорождённых). Кроме того, генетическое влияние матери оказывается всегда большим уже из-за передачи потомству цитоплазматических генов (тысяч копий митохондриальных генов). Синоним – *материнское наследование*.

**Матриархи.** От лат. *mater* – *мать* и греч. *arche* – *власть*. “Бабушки”, на которых держится семья и формируется строгая социальная организация у некоторых животных, например, у белух\* (из китообразных) и слонов.

\*Их ещё образно называют “морскими канарейками”. В белые ночи на Белом море в районе мыса Белужьего во время брачных белужьих собраний белухи “поют”.

**Матрикс.** От лат. *matrix* – *матка*; в широком смысле *основа* (матрица). 1. Компонент клетки, заполняющий пространство между органеллами (матрикс цитоплазмы, внутренняя жидкая среда клетки, основное вещество цитоплазмы – цитоплазматический матрикс). Синоним – *цитоплазма*. 2. Термин также используется для обозначения митохондриального жидкого содержимого (митохондриальный матрикс). Синоним – *калимма* (нем. *Kalymma*). 3. Основное вещество различных типов соединительной ткани, в котором преобладают мукополисахариды

и глюкозаминогликаны – гиалуроновая и хондроитинсерная кислоты. Межклеточный матрикс (межклеточное вещество) продуцируется фибробластами. Матрикс хрящевой ткани продуцируется хондроцитами (хондробластами) и матрикс костной ткани – остеоцитами (остеобластами) (см. **Матрикс внеклеточный**). Синоним – *экстраклеточный матрикс* (extracellular matrix, ECM). 4. Эпителиальные клетки нижней части волосяной луковицы, за счёт деления которых формируется материал волоса (см. **Волосяные фолликулы**). 5. В ботанике – дичок, использующийся для прививок

**Матрикс внеклеточный.** От лат. matrix – *основа* (матрица). 1. В клеточной биологии, сложная сеть глюкозаминогликанов – гидратированный полисахаридный гель (содержащий кислые полисахариды семейства гепарина – гепарансульфаты), включающий различные фибриллярные белки (коллагены) и гликопротеиды (протеогликаны), и участвующий в процессах клеточного узнавания, межклеточных взаимодействий, а также переносящий сигналы, стимулирующие или подавляющие пролиферацию и влияющие на дифференцировку клеток. Внеклеточный матрикс (ВКМ) участвует в создании локальных условий обитания клеток, их микроокружение. Следует подчеркнуть важность внеклеточного матрикса в формировании ниш обитания стволовых клеток и его влияние на персистенцию и направленность их дифференцировки (см. **Мукоциты, Коллагены**). Синонимы – *межклеточный матрикс, эктоплазма*. 2. В гистологии и физиологии, структурный компонент тканей, влияющий на их развитие и функционирование.

**Матрикс ядерный\***. Внутриядерная белковая система, белковый ядерный остов (каркас, ядерный “скелет”), являющийся основой для всех ядерных компонентов хроматина, ядрышка и ядерной оболочки. Не является чёткой морфологической структурой ядра и выявляется только при полной экстракции из ядер хроматина, РНК и липопротеидов ядерной оболочки\*\* (поэтому ядерный матрикс рассматривается как остаточная нерастворимая структура ядра) (см. **Нуклеонемы**). Ядерный матрикс состоит из трёх компонентов: фиброзного сетчатого белкового слоя, подстилающего ядерную оболочку изнутри и называемого *ламينا*, внутренней (интерхроматиновой) сети и остаточного ядрышка (см. **Ламина, Ламины**). С ядерным матриксом связаны ферменты репликации (см. **Реплисомы**). Считается также, что на ядерном матриксе закреплены транскрипционные комплексы, содержащие РНК-полимеразу II, относительно которых перемещается транскрибируемая матричная ДНК. Здесь же обнаружены и малые ядерные рибонуклеопротеиды (мяРНП, snRNA), формирующие *сплайсосомы\*\*\**, участвующие в преобразовании гяРНК в иРНК (их процессинге и сплайсинге). На ядерном матриксе располагаются рецепторы стероидных гормонов. Синонимы – *скэффолд, нехроматиновая часть ядра* (см. **Скэффолд**).

\*Термин был предложен в 1974 г. R. Berezney и D. Coffey (США), хотя сам ядерный матрикс, как нерастворимый остаток ядра, был открыт ещё в 1948 г. советскими учёными И. Б. Збарским и С. С. Дебовым, а в 1960 г. электронные снимки матрикса впервые получили Г. Г. Георгиев и Ю. С. Ченцов.

\*\*Растворение проводится с помощью неионных детергентов, например, таких как *Тритон X-100*.

\*\*\*Сплайсосомы собраны в кластеры, связанные с ядерным матриксом.

**Матрифагия.** От лат. mater – *мать*, греч. phagein – *пожирать* и -ia – *условия*. Каннибализм потомства в отношении матери. У некоторых видов пауков описаны акты каннибализма со стороны только что вылупившихся многочисленных детёнышей, когда мать становится первой жертвой своего хищного потомства, но отметим, что она сама разжигает у паучков инстинкт хищничества. При этом паучки облепляют всё тело матери, прокусывают особыми клычками её хитиновый покров и впрыскивают слюну, содержащую активные пищеварительные ферменты, а затем высасывают образующуюся кашу, т. е. делают то, что они будут делать всю свою жизнь со своими жертвами.

У червяг, безногих земноводных, детёныши зубами снимают кожу с матерей\*, которая очень жирная и, к тому же, токсичная, и этим питаются. Через три дня съеденная кожа восстанавливается и процесс её поедания повторяется (см. **Каннибализм**).

\*Именно поэтому у детёнышей имеются зубы, а взрослые червяги беззубые.

**Матрица (template).** От лат. mater – в значении *начало, источник*. Полимерная молекула, служащая основой для задания последовательности другой полимерной молекулы с помощью ферментов *репликаз*. Так *одноцепочечные* молекулы ДНК служат матрицей для синтеза новых молекул ДНК в процессе репликации и молекул РНК при транскрипции. Молекулы РНК служат матрицей для синтеза ДНК в процессе *обратной транскрипции* и молекул белка при трансляции. Синоним – *матричная молекула*.

**Матричная РНК (messenger RNA).** Молекула РНК, служащая матрицей, определяющей последовательность аминокислотных остатков в полипептиде в процессе биосинтеза белка на рибосомах. У эукариот образуется из первичного транскрипта путём процессинга\* и сплайсинга. Обозначается как мРНК (mRNA) или иРНК (информационная РНК).

\*Включает также процессы кэпирования и полиаденилирования.

**Матричная цепь ДНК.** Термин, использующийся для обозначения старых цепей ДНК при полуконсервативном механизме репликации в отличие от новосинтезированных цепей. Синонимы – *родительская цепь, цепь матричного дуплекса ДНК*.

**Матюразы (матуразы).** От англ. maturation – *созревание* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Белки, контролирующие

процесс созревания транскрибированных РНК (в общем смысле, “РНК-редактирование”). Помогают РНК принять конформацию, необходимую для автокаталитического сплайсинга. Матюразы кодируются интронами группы I или II.

**Маутнеровские нейроны.** Нейроны заднего мозга личинок бесхвостых амфибий, участвующие в плавательных движениях и реакции “бегства”. При метаморфозе под действием тироксина разрушаются, как и ткани хвоста личинки.

**Мегакариоциты (megakaryocytes).** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой*, *karyon* (*καρυον*) – *ядро ореха* и *kytos* – *клетка*. Клетки кроветворных органов, предшественники кровяных пластинок (тромбоцитов). На ранних стадиях формирования мегакариоцитов их ядра претерпевают процесс полиплоидизации, приводящий к образованию гигантских многолопастных ядер, оснащённых многими ядрышками.

**Мегалобластическая анемия.** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой*, *blast* – *росток*. Характеризуется наличием в крови и костном мозгу патологически увеличенных эритроцитов (*мегалоцитов*) и их незрелых предшественников (*мегалобластов*). Образование этих клеток, как правило, связано с недостаточностью фолиевой кислоты и витамина В<sub>12</sub>, что приводит к замедлению способности клеток эритроидного ряда к делению при сохранении их способности к росту (явление, характерное для *пернициозной анемии*). Анемия возникает из-за низкой продолжительности жизни мегалоцитов и медленного их созревания.

**Мегалобласты (megaloblasts).** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой* и *blast* – *росток*. 1. Первичные зародышевые красные кровяные клетки – предшественники мегалоцитов. 2. Патологически увеличенные в размерах предшественники эритроцитов (см. **Мегалобластическая анемия**).

**Мегалопа (megalops).** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой* и гол. *loopen* – *бежать*. Личинка, вылупляющаяся из яйца, характерная для некоторых ракообразных (крабов). Внешне похожа на взрослого краба и преобразуясь в него без добавления новых сегментов тела (путём *эпиморфоза*).

**Мегалоциты (megalocytes).** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой* и *kytos* – *клетка*. Первичные эритроциты зародышей позвоночных, образующиеся в результате дифференцировки мегалобластов. Обеспечивают дыхание тканей зародышей. В конце эмбрионального развития замещаются вторичными (истинными) эритроцитами, образующимися в ткани красного костного мозга.

**Меганевра (meganevre).** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой* и *neurion* – *жила*. Гигантская ископаемая стрекоза – самое крупное летающее насекомое в истории Земли, имевшая размах крыльев более 1 м. Такие крупные размеры оказались возможными только потому, что в девонский период содержание кислорода в воздухе доходило до 35 %.

**Мегаспора.** От греч. *megas* – *большой*, *spora* – *семя, сева*. Одиночные споры, образующиеся в результате мейоза (три другие клетки погибают) в мегаспорангиях у разноспоровых. Развивающийся из мегаспор гаметофит формирует только *археогонии* (женские половые органы) (см. **Мегаспорогенез**).

**Мегаспорангий.** От греч. *megas* – *большой*, *spora* – *семя* и *angeion* – *сосуд*. Орган размножения, формирующийся на мегаспорофиллах и образующий мегаспоры у разноспоровых (например, у папоротниковидных). У покрытосеменных растений мегаспорангий носит название *семязачаток*. Синоним – *макроспорангий*.

**Мегаспорогенез.** От греч. *megas* – *большой*, *spora* – *семя* и *genesis* – *происхождение*. Процесс образования мегаспоры, из которой формируется женский гаметофит, несущий яйцеклетку (см. **Мегаспора**).

**Мегаспорофилл.** От греч. *megas* – *большой*, *spora* – *семя* и *phylon* – *лист*. Лист спорофита, в пазухе которого образуются только мегаспорангии.

**Мегастробилы.** От греч. *megas* – *большой* и *strobilos* – *сосновая (еловая) шишка*. Женские шишки. Состоят из тесно сдвинутых, спирально расположенных мегаспорофиллов, имеющих форму чешуек, на которых развиваются по две семяпочки (мегаспорангии).

**Мегафауна (megafauna).** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой* и *фауна* (см. **Фауна**). Совокупность крупных по размеру животных, в частности, таких как мастодонты, мамонты, саблезубые тигры, гигантские ленивцы, исчезнувших 11–15 тыс. лет назад. Одной из причин исчезновения гигантских хоботных, например, на Американском континенте, наряду с резким изменением климата, считается человек (люди культуры Кловис, проникшие в Северную Америку примерно 13,5 тыс. лет назад)\*.

\*Следует отметить, что и в настоящее время главной причиной массового вымирания многих видов, в том числе и крупных животных в Африке, является человек.

**Мегаэзофагус (megaesophagus).** От греч. *megas* (*megalos*) – *большой* и *oesophagus* – *пищевод*. Заболевание, при котором нижняя часть пищевода сильно расширена и в ней скапливается пища. Чаще всего встречается у пациентов, страдающих *ахалазией* (см. **Ахалазия**).

**Медвяная роса (honey-dew).** Секрет, выделяемый из кишечника тлями, представляющий собой полупереваренный сок растений, который слизывают муравьи, а в случае отсутствия взятка собирают и пчелы (так называемый *падевый мёд*).

**Медиальный (medial).** От лат. *medianus* – *середина* (*medius* – *находящийся посреди, средний*) (англ. *central, middle*). Срединный, относящийся к середине или центру. Другими словами, расположенный относительно другой структуры ближе к середине или сагиттальной плоскости. Например, медиальный разрез, медиальное сечение, медиальное расположение структуры (органа).

**Медиана (median).** От лат. *mediana* – *средняя*. 1. Центральный, лежащий на средней линии. 2. Средняя оболочка стенки кровеносных сосудов. Построена из мышечной или мышечно-эластической ткани.

**Медиастинальный (mediastinal).** От лат. *mediastinus* – *средостений* (средостение). Относящийся к средостению\*. Синоним – *средостенный*.

\*Средостение (*mediastinum*) – 1. Пространство между двумя частями органа (например, средостений яичка – фиброзная перегородка – *septum testis*). 2. Часть грудной полости, расположенная между лёгкими.

**Медиаторы (mediators).** От лат. *mediator* (*medius*) – *посредник* (*медиум*). 1. Биологически активные вещества, выделяемые терминальными окончаниями аксонов в синаптическую щель и осуществляющие химическую передачу нервного импульса между нейронами или нейроном и эффекторной клеткой. Примеры медиаторов: ацетилхолин, дофамин, симпатин (адреналин), норадреналин, 5-гидрокситриптамиин (серотонин), глутамат, глицин и  $\gamma$ -аминомасляная кислота. Синонимы – *нейромедиаторы*, *переносчики*, *трансммиттеры*, *амбоцепторы*.

2. Большие регуляторные комплексы белков, сопряжённые с длинными некодирующими РНК (*long noncoding RNAs*) (см. **Длинные интергенные некодирующие РНК**). Участвуют в регуляции транскрипции путём модификации гистонов, в частности, гистона H3 за счёт его фосфорилирования при участии компонента медиатора MED12\*, привлекая и активируя, тем самым, РНК-полимеразу II. Медиаторы транскрипции также отвечают на действие *энхансеров* и особенно *суперэнхансеров* (см. **Когезины**, **Энхансеры**, **Суперэнхансеры**).

\*Мутация в гене этого белка приводит к проявлению у детей синдрома Опица-Каведжиа (*Opitz-Kaveggia*), характеризующегося сниженным мышечным тонусом, непропорционально большой головой и сниженными когнитивными способностями.

**Медикализация.** От лат. *medical* – *медицинский*, *лечебный* и *-ia* – *условия*. Термин, обозначающий феномен в поведении людей, когда они, столкнувшись с трудностями, жизненными проблемами, ухудшением самочувствия и снижением работоспособности, вместо того, чтобы проявить свою волю и характер, изменить своё поведение или образ жизни прибегают к помощи врачей и лекарственных средств, т. е. уповают исключительно на фармакологические (медицинские) средства.

**Медикация (medication).** От лат. *medicatus* – *целительный*, *целительный*, *лечебный* и *-ia* – *условия*. 1. Лечение болезни с помощью лекарств. 2. Насыщение организма какими-либо лекарственными средствами (см. **Премедикация**).

**Медицина (medicine).** От лат. *medicus* – *лечебный*, *исцеляющий*, *врачебный* < *medeor* – *исцеляю*. Комплексная система наук, в задачи которых входит изучение, распознавание (диагностика) и лечение заболеваний. (В настоящее время пора создавать превентивную медицину,

а не только совершенствовать медицину восстановительную, т. е. “ремонт” предупреждать превенциями!) Медицина стала научной только в конце XVI века; до этого она ничем не отличалась от чернокнижия. С тех пор укоренилась долго просуществовавшая традиция *эпонимов* – названий, производимых от имён учёных, врачей, естествоиспытателей, сделавших те или иные открытия в анатомии, физиологии, гистологии, методах лечения. Долгое время считалось, что основоположником медицины является древнегреческий врач Гиппократ, с именем которого связано представление о высоком моральном облике врача, “клятва Гиппократа”, а также понятие об анамнезе, учения о целостности организма, о темпераментах, об этиологии, прогнозе. Известна и “маска Гиппократа” – признак тяжёлых заболеваний брюшной полости (см. **Гиппократ**). Однако в 2007 г. было опубликовано исследование папируса, возрастом 3500 лет, проведённое британскими учёными-египтологами, в котором были описания фармакопейных субстанций, прочно вошедших в мировую врачебную практику (например, уже тогда касторовое масло использовалось как слабительное средство, а костно-мышечные боли лечили жгучими средствами, усиливающими кровообращение). Эти находки меняют наши представления об истории медицины и показывают, что истинными отцами медицины были древние египтяне.

**Медленные заболевания.** Заболевания ЦНС, характеризующиеся губчатым энцефалитом, проявляющимся деменцией, оглушённостью и миоклоническими судорогами, и вызываемые патогенными прионными белками (спорадическими, или наследственными (семейными), вызванными мутациями в генах прионов\*, или инфекционными прионами). К таким болезням относятся: болезнь куру, болезнь Крейцфельдта-Якобы (БКЯ) и её варианты, синдром Герстманна-Штраусслера-Шейкера (GSS), а также редкая фатальная семейная инсомния\*\*. Эти заболевания вызываются патогенными формами прионных белков, которые катализируют по типу цепной реакции изменения конформации в нормальных прионных белках, что приводит нейроны к гибели и, как следствие, к развитию медленных нейродегенеративных заболеваний (см. **Болезнь куру (куру-куру), Болезнь Крейцфельдта-Якобы (БКЯ), Амиотрофический латеральный склероз, Фатальная семейная инсомния (ФСИ)**).

\*Поэтому заболевания встречаются и у вегетарианцев.

\*\*Эти заболевания объединяют также под общим названием *трансмиссивные губчатые (спонгиозные) энцефалопатии*, поскольку мозг со временем становится похожим на пористую губку (см. **Спонгиоз**). Первоначально считали, что эти заболевания вызываются особыми инфекционными агентами, которые называли “медленными вирусами”. (За работы по медленным инфекциям американский вирусолог Даниэль Карлтон Гайдусек (D. C. Gajdusek) в 1976 г. получил Нобелевскую премию.) При этих заболеваниях происходит медленное накопление инфекционных конформеров PrP<sup>SR</sup>, образующихся в результате

конформационной конверсии предобразованного нормального клеточного белка PrP<sup>C</sup> (см. **Прионы**).

**Медуллин.** От лат. medulla – *мозговой слой*. Рыхлое вещество белого цвета, выделяемое из сердцевины некоторых растений.

**Медуллобластомы (medulloblastomas).** От лат. medulla – *мягкая сердцевина, ядро ореха*, греч. blastos (blast) – *росток* и oma – *вздутие, опухоль*. Опухоли, возникающие у плодов млекопитающих из быстро растущего наружного зернистого слоя клеток мозжечка. Последние представляют собой каким-то образом выжившие эмбриональные клетки (*почти зрелые нервные клетки*), которые должны были погибнуть в процессе нормального эмбрионального развития (морфогенеза). Такие клетки иногда могут “превращаться” в дифференцированную ткань и прекращать злокачественный рост (см. **Дифференцировка летальная**).

**Медуллярная кость.** От лат. medullaris – *сердцевинный* < medulla – *мозговой слой, мозговое вещество, костный мозг*. Тонкий слой ткани, обогащённой кальцием, возникающий внутри лучей длинных трубчатых костей задних конечностей у самок птиц в период вынашивания яиц. Служит источником кальция для образования яичной скорлупы. Считается, что подобным физиологическим приспособлением обладали уже и предшественники птиц – древние формы динозавров.

**Медуллярная пластинка.** От лат. medullaris – *сердцевинный* < medulla – *мозговой слой*. Закладка нервной эмбриональной ткани, которая на 2–3-й неделе внутриутробной жизни сворачивается в нервную трубку.

**Медуллярный (medullary).** От лат. medullaris – *сердцевинный* < medulla – *мозговой слой, костный мозг*, а также мягкая сердцевина дерева (растения), ядро ореха. Относящийся к костному мозгу (костномозговой), а также к сердцевине, мякоти органа (имеющий сердцевину).

**Межклеточное вещество.** Составная часть различных типов соединительной ткани. В его состав входят волокна (коллагеновые, ретикулярные, эластические), межклеточная жидкость, представленная плазмой крови и лимфой, и матрикс. Межклеточное вещество обеспечивает трофические и опорные функции, интеграцию и миграцию клеток в тканях и органах (см. **Матрикс, Интегрины**).

**Межцистронная область (участок).** От англ. custron\* < лат. cys – *по эту сторону*. Область в ДНК между терминирующим кодоном одного гена и иницирующим кодоном другого гена в полицистронной транскрипционной единице. Синоним – *транскрибируемая вставка* – ts.

\*Наименьшая функциональная единица наследственности (устар. термин).

**Мезангиальный (mesangial).** От греч. mesos – *средний* и angion – *сосуд*. В буквальном смысле, расположенный между сосудами. Относящийся к мезангию. Например, *мезангиальный* матрикс почек.

**Мезентерий (mesentery).** От лат. mesenterium < греч. mesos – *средний* и enteron – *внутренности, кишка*. Брыжеечная ткань – складка брюшины, закрепляющая и поддерживающая внутренности в брюшной

полости. Впервые формируется у кольчатых червей из перегородок (септ), разделяющих целомические мешки отдельных сегментов тела. Синоним – *брыжейка*.

**Мезентериальный (mesenteric).** От греч. *mesos* – *средний* и *enteron* – *кишка*. Относящийся к брыжейке, брыжеечный.

**Мезенхима (mesenchyme).** От греч. *mesos* – *средний* и *enchyma* – *налитое, ткань*. 1. Зародышевая соединительная ткань, состоящая из мезенхимных клеток, у большинства многоклеточных животных (кроме губок и кишечнополостных). Формируется за счёт клеток, выселяющихся из разных зародышевых листков. Не обладает способностью к образованию клеточных пластов. 2. Скопление мезенхимных клеток, поддерживаемых основным веществом.

**Мезенхимальные стволовые клетки (mesenchymal stem cells).** Стволовые клетки, содержащиеся в мезенхимальных тканях (главным образом в костном мозгу) (см. **Мезенхима**).

**Мезоаденит (mesoadenitis).** От греч. *mesos* – *средний*, *aden* – *железа* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление брыжеечных лимфатических узлов.

**Мезобласт (mesoblast).** От греч. *mesos* – *средний*, *blastos* (*blast*) – *росток, побег* (англ. *a shoot, a bud*). Синоним – *мезодерма* (см. **Мезодерма**).

**Мезобронхи.** От греч. *mesos* – *средний* и *bronchi*. Первичные бронхи, образующиеся при разделении нижней части трахеи (см. **Парабронхи**).

**Мезогамия.** От греч. *mesos* – *средний*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Проникновение пыльцевой трубки в нуцеллус при оплодотворении через боковую стенку семязачатка между микропиле и халазой.

**Мезоглея (мезоглия) (mesogleia).** От греч. *mesos* – *средний* и *glia* (*glia*) – *клейкий*. Промежуточный студнеобразный слой, расположенный между эктодермой и энтодермой в стенке тела у губок и у кишечнополостных (гидроидных полипов, а также у медуз, как *гидроидных*, так и *сцифоидных*). У гребневиков (*Stenophora*) пространство между эктодермальным (покровным) и энтодермальным (пищеварительным) эпителием также заполнено мезоглеей (см. **Ктенофоры**). Мезоглея играет роль скелетного образования, т. е. ей присуща опорная функция.

**Мезодерма (mesoderm).** От греч. *mesos* – *средний*, *промежуточный* и *derma* – *кожа*. 1. В эмбриологии – средний слой (листок) зародыша, расположенный между первым и вторым зародышевыми листками (эктодермой и энтодермой) у многоклеточных животных, кроме губок и кишечнополостных. Синоним – *мезобласт*. 2. В ботанике – основная паренхима коры, лежащая под эктодермой. Состоит из крупных клеток, между которыми располагаются многочисленные межклетники. В мезодерме у некоторых растений находятся смоляные ходы, кристаллические включения и вместилища выделений. У однодольных

здесь же расположены волокна склеренхимы, а у некоторых растений, например, у осок и крупные воздухоносные ходы.

**Мезозой.** От греч. *mesos* – *средний* и *zoe* – *жизнь*. Геологическая эра в истории развития жизни, лежащая между *палеозоем* и *кайнозоем*. “Эра средней жизни”. Мезозойская эра.

**Мезокарпий.** От греч. *mesos* – *средний* и *karpos* – *плод*. Промежуточный (средний) слой околоплодника, обычно наиболее развитый и мясистый у сочных плодов (см. **Экзокарпий**, **Эндокарпий**). Синоним – *межплодник*.

**Мезоморфный.** От греч. *mesos* – *средний* и *morphe* – *форма*. Усреднённый, имеющий промежуточное состояние. 1. Например, вирусы относятся к мезоморфным организмам (точнее, образованиям), поскольку занимают промежуточное (пограничное) положение между “живым” и “неживым”, не принадлежат целиком ни к живым существам, ни к неживым объектам. 2. Название одного из типов телосложения человека (см. **Соматотипы**).

**Мезонефрос.** От греч. *mesos* – *средний, промежуточный* и *nephros* – *почка*. 1. Первичная почка – парный орган выделения, развивающийся у зародыша. 2. Туловищная почка, характерная для хрящевых и костных рыб (анамний\*). Такие почки наиболее просто устроены у личинок миксин (круглоротых), у которых в каждом сегменте тела имеется по паре почечных канальцев (нефронов, имеющих воронку), впадающих в общий выводной проток. (см. **Архинефрический проток**, **Голонефрос**, **Опистонефрос**).

\*У амниот выделительная система представлена более совершенной *тазовой почкой*. Туловищная почка у них функционирует только определённый период эмбрионального развития, а потом заменяется *метанефросом* (см. **Метанефрос**).

**Мезосапробы.** От греч. *mesos* – *средний*, *sapros* – *гнилой* и *bios* – *жизнь*. Организмы (животные и растения), обитающие в умеренно загрязнённых водоёмах.

**Мезосомы.** От греч. *mesos* – *средний* и *soma* – *тело*. Особые внутриклеточные структуры, представляющие собой систему спирально изогнутых пластинчатых, трубчатых или везикулярных телец, окружённых однослойной мембраной и лежащих в карманах цитоплазматической мембраны, видимые в световой микроскоп у некоторых бактерий, например, у *Vacillus megaterium*. В большинстве случаев *мезосомы* – это спиралевидные **инвагинации** самой плазматической мембраны, поэтому их внутреннее пространство частично сообщается с внеклеточной средой. С функциональной точки зрения представляют собой своеобразные “энергостанции клетки” – бактериальный эквивалент митохондрий. Такая “митохондрия” соединена с дополнительным тельцем, напоминающим по внутреннему строению миелиновые образования. Мезосому также рассматривают как исходную точку образования поперечной перегородки при делении бактериальной клетки, а также

как место связывания ДНК с мембраной. Согласно последним представлениям, мезосомы – это артефакт, возникающий в результате деформации участков плазматической мембраны, под воздействием на неё неблагоприятных факторов химической фиксации клеток при приготовлении препаратов!

**Мезотелий.** От греч. mesos – *средний* и thele – *сосок*. Плоский однослойный эпителий, выстилающий серозные оболочки полостей тела животных от кольчатых червей\* до млекопитающих и человека.

\*У кольчатых червей мезотелий выстилает внутренний продольный слой мышц кожно-мускульного мешка.

**Мезотелиома.** От греч. mesos – *средний*, эпи(тели)й и oma – *вздутие*. Опухоль серозных оболочек плевры и брюшины. Причиной часто может служить асбест (см. **Эпителий**).

**Мезотермы.** От греч. mesos – *средний* и therme – *жар, тепло*. Животные с промежуточным типом энергетического метаболизма – ни теплокровные (такие как млекопитающие и птицы), ни холоднокровные животные (такие как амфибии и рептилии) (см. **Эктотермы**, **Энтотермы**). Мезотермический тип обмена веществ в настоящее время не представлен, поскольку он был характерен, по-видимому, только для динозавров. Предполагается, что промежуточный тип метаболизма позволил динозаврам достичь наиболее крупных размеров.

**Мезоторакс.** От греч. mesos – *средний*, *промежуточный* и thorax (thorakos) – *грудь*. В энтомологии, среднегрудь. Синоним – *медиторакс*.

**Мезофилл.** От греч. mesos – *средний* и phyllon – *лист*. Внутренняя (основная) часть листа, богатая хлоропластами.

**Мезофильные организмы.** От греч. mesos – *средний* и philea – *склонность*. Организмы, переносящие смену влажного и сухого сезонов, с умеренной потребностью в воде. В эту группу входит большинство животных и растений умеренного пояса.

**Мезофиты.** От греч. mesos – *средний* и phyton – *растение*. Растения, живущие в климатических условиях с умеренной влажностью.

**Мезофрагма.** От греч. mesos – *средний* и fragma – *перегородка*. Ультраструктура мышечного волокна на электронных снимках. Обозначается как М-полоска (M-band).

**Мейоз\***. От греч. meiosis (meion) – *уменьшение*. Редукционное деление клетки, приводящее к уменьшению вдвое числа хромосом (с диплоидного набора до гаплоидного,  $2n \rightarrow 1n$ ). Поскольку жизнь организма, возникшего в результате полового процесса, начинается со слияния двух половых клеток – яйцеклетки и сперматозоида, то возникает вопрос, как поддерживается диплоидный набор хромосом и почему он не увеличивается. Если бы это происходило в каждом новом поколении, то очень быстро число хромосом в соматических клетках достигло бы нереального числа. Ещё в 1887 г. немецкий биолог Август Вейсман выдвинул гипотезу, объясняющую сохранность стабильного диплоидного набора хромосом в соматических клетках. Согласно

его представлениям при образовании половых клеток (гамет) количество хромосом сокращается наполовину, что и получило в дальнейшем полное подтверждение. Процесс образования половых клеток занимает два клеточных цикла, называемых *мейотическим делением I* и *мейотическим делением II* (в последнем делении отсутствует предварительный синтез ДНК). Ещё один важный отличительный момент мейоза – это наличие в первом мейотическом делении генетического процесса, характеризующегося обменом участками между гомологичными (парными, материнскими и отцовскими) хромосомами, и получившего название *кроссинговера* (см. **Кроссинговер**). Следует отметить, что у некоторых видов, например, ржи, во время мейоза хромосомы сохраняют ядрышко. **Первое мейотическое деление.** Во время профазы мейоза I в световой микроскоп уже видны двойные хромосомы (каждая хромосома состоит из двух хроматид, связанных вместе одной центросомой). Вся профаза мейоза I довольно сложная и состоит из нескольких стадий: 1. *Лептотена* – стадия тонких нитей (начало формирования хромосом), на этой стадии *теломерные* участки хромосом у некоторых животных формируют *хромосомный центр*, из которого как бы разворачивается “букет” нитей и начинает выявляться отличительный процесс мейоза – *конъюгация* гомологичных хромосом, их сближение, которое охватывает сначала *теломерные* участки, связанные с ядерной оболочкой, а также *центромерные* участки. В этих местах образуется тяж белковой природы – *синаптонемный* (синаптонемальный) *комплекс*, который позже, в зиготене, свяжет гомологичные хроматиды по всей длине. 2. *Зиготена* – стадия конъюгирующих нитей (*синапсис*), к этому времени уже двойных в результате прошедшего в S-фазе синтеза ДНК. На стадии зиготены начинают формироваться новые хромосомные ансамбли, получившие название *бивалентов* (парные соединения удвоенных гомологичных хромосом, т. е. образования, состоящие из 4-х хроматид). Число бивалентов равно гаплоидному набору хромосом. Этот порядок объединения сохраняется и на следующей стадии – *пахитены*. Зиготенная стадия отличается ещё одним уникальным событием – синтезом специфической ДНК, получившей название *zДНК* (занимает 0,3 % от общей длины ДНК), которая и обеспечивает в определённых участках начало конъюгации хромосом, скорее всего, ещё в G<sub>2</sub>-периоде. Эти “узнающие друг друга” связи затем замещаются синаптонемными комплексами. 3. *Пахитена* – стадия толстых нитей (стадия спирализации вокруг друг друга парных гомологов), когда происходит окончательное сближение бивалентов. На этой стадии происходит второе специфическое для мейоза явление – *кроссинговер* – взаимный обмен идентичными участками хромосом. Кроме того, на этих первых трёх стадиях на хромосомах хорошо видны *хромомеры* и начинается избирательная активация транскрипционных процессов (активируются некоторые хромомеры, в результате чего хромосомы приобретают вид “ламповых щёток”, или “ёршиков”). На этой стадии осуществляется также

*амплификация* рибосомных генов, что приводит к появлению дополнительных ядрышек. Все эти изменения хорошо видны на следующей стадии, получившей название *диплотены*. 4. *Диплотена* – стадия двойных нитей, когда хромосомы в результате рекомбинации уже превратились в отличные от исходных гомологов. На этой стадии хорошо видны *хиазмы*, или перекрёсты – участки, ещё связывающие расходящиеся хромосомы, и становящиеся видимыми в результате отталкивания гомологов друг от друга (отталкивание обычно начинается в зоне центромер). В зоне хиазм видно, что в перекрёст вовлекаются только две хроматиды из четырёх – по одной из каждого гомолога. На этой стадии продолжается транскрипционная активность хромосом, что совпадает с ростом формирующихся половых клеток (особенно ооцитов). В это время клетка синтезирует и запасает белки, необходимые для ранних этапов развития зародыша. 5. *Диакинез* – стадия потери ядрышек, укорочения бивалентов и расхождения нитей. Все эти стадии по сравнению с профазой митоза намного продолжительнее по времени протекания. Так у человека при *спермиогенезе* стадии лептотены и зиготены занимают 6,5 суток, а пахитена даже 15 суток (диплотена и диакинез – 0,8 суток). При созревании женских половых клеток у животных яйцеклетки могут останавливаться в развитии на несколько месяцев (или даже лет) в стадии диплотены. Следующая стадия – *метафаза мейоза I*, когда биваленты выстраиваются (как и полагается для метафазы) в экваториальной плоскости веретена. А затем в *анафазе мейоза I*, в отличие от митоза, расходятся не сестринские хроматиды, а гомологичные хромосомы, состоящие из двух сестринских хроматид. Эта фаза интересна тем, что расхождение по дочерним клеткам хромосом из пар происходит совершенно случайно, что в купе с кроссинговером повышает генетическое разнообразие клеток по хромосомам, но не по аллельным генам, которое уменьшается в два раза (т. е. в каждом хромосомном наборе нет аллельных генов). Смысл этого явления остаётся загадкой до сих пор!

**Второе мейотическое деление.** Вслед за телофазой мейоза I следует короткая интерфаза без синтеза ДНК и клетки приступают к следующему делению, которое по морфологии и последовательности событий не отличается от митоза. Парные сестринские хроматиды, связанные в центромерных участках, проходят профазу, метафазу, а в анафазе они разъединяются и расходятся в дочерние клетки. Таким образом, появляются клетки с гаплоидным содержанием ДНК. Поэтому именно второе деление мейоза в цитологическом, а не генетическом смысле, является *редукционным*. В результате случайного распределения хромосом итогом сложного процесса мейоза является образование из одной диплоидной клетки четырёх гаплоидных клеток, различающихся генетически.

Завершающий этап мейоза для мужских и женских *гоноцитов* протекает различным способом. При мейозе *сперматогониев* возникают

четыре одинаковых по размеру *сперматоцита*, затем дифференцирующихся в *сперматозоиды*. При мейозе *оогоний* уже в мейозе I (первое деление созревания) от большого ооцита отделяется мелкая клетка – *направительное тельце*. Этот же процесс повторяется при втором делении мейоза. В результате возникает крупная яйцеклетка и три мелких направительных тельца, которые дегенерируют.

\*Как и в случае с митозом, приоритет в открытии мейоза установить трудно. Уменьшение числа хромосом при образовании гамет у аскариды *Parascaris univalens* описал в 1883 г. бельгиец Бенеден (E. van Beneden). Считается, что открытие мейоза принадлежит немецкому эмбриологу и зоологу Оскару Гертвигу (Hertwig, 1849–1922), а также русскому ботанику Владимиру Ивановичу Беляеву (1855–1911). Сам же термин “мейоз” предложили в 1905 г. английские исследователи Фармер (J. Farmer) и Мур (J. Moor).

**Мейоцит.** От греч. meiosis (meion) – *уменьшение* и kytos – *клетка*. Клетка, подвергающаяся мейозу (редукционному делению). Синоним – *ауксоцит* (см. **Ауксоцит**).

**Меконизм.** От греч. mekonion (англ. the poppy) – *маковый* (опийный). Опиная наркомания (опийное отравление). Синоним – *опиомания*.

**Меконий.** От греч. mekonion – *маковый*. 1. Содержимое кишечника плода. 2. Первые кишечные выделения новорождённого. Имеют зеленоватый вид и состоят из желчи, слизи и эпителиальных клеток кишечника.

**Меланизация.** От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный* и -ia – *условия*. Процесс синтеза пигмента меланина при повреждении кутикулы (см. **Кутикулярная меланизация**), а также при формировании многослойных защитных капсул у насекомых, образующихся вокруг паразитов (или скоплений патогенных бактерий) и сопровождающийся образованием высокорекреационных соединений – радикалов *ортохинонов* и *семихинонов*, которые, взаимодействуя с кислородом, образуют новые радикалы. Это процесс также связан с генерацией перекиси водорода, которая через фентоновскую реакцию\* производит очень “агрессивный” радикал гидроксила (ОН•). Все эти реакционноактивные соединения способны убивать паразитов (следует отметить, что они также опасны и для клеток организма-хозяина) (см. **АФК, Антиоксиданты**). Синоним – *меланогенез* (этот термин носит более общий характер и используется для описания любого процесса синтеза меланина).



**Меланин.** От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный*. Высокомолекулярный тёмно-коричневый пигмент\* – полимер нерегулярного типа\*\*, широко распространённый в живой Природе (обнаруживается у бактерий, грибов, насекомых, растений и млекопитающих). Среди грибов самый выдающийся носитель меланина – *чёрный трюфель*. Давно известно, что меланин хорошо поглощает

УФ-лучи, действуя как очень эффективный защитный демпфер против солнечного излучения. Он адсорбирует и рассеивает в виде тепла коротковолновое излучение, способное повреждать многие биологические структуры. У позвоночных животных и человека меланин синтезируется в специализированных клетках *меланоцитах*. Образование меланина связано с активностью ферментов *фенолоксидаз*. Ключевым ферментом является *тирозиназа*, окисляющая в результате ряда последовательных реакций аминокислоты *фенилаланин* и *тирозин* в индол-5,6-хинон с последующей полимеризацией последнего. У млекопитающих этот фермент находится под контролем одного гена в локусе *C (color)*. Одна из мутаций этого гена приводит к отсутствию тирозиназы, а гомозиготные особи, не способные синтезировать меланин, являются *альбиносами* (см. **Альбинизм**). Люди по цвету кожи (и соответственно по содержанию в ней меланина) подразделяются на 6 фототипов: от 1-го – кельтского до 6-го – негроидного. Синоним – *эумеланин*.

\*На самом деле *меланоциты* способны продуцировать меланины разных оттенков, от жёлтых до чёрно-коричневых. Различают два основных типа меланина – *эумеланин* (коричневый или чёрный) и *феомеланин* (жёлтый). У рыжих и блондинов синтезируется феомеланин (от греч. (pheo)chrom – *жёлтый пигмент*) (см. **Феомеланин**). У общественных приматов преобладает рыжий цвет шерсти, который возник в связи с появлением цветового зрения и, к тому же, напрямую связан с социальной активностью. Учёные считают, что рыжий цвет животных даёт им преимущества при половом отборе.

Главная функция меланина – защита. Там, где высокий уровень инсоляции, там обитают тёмнокожие люди. Насекомые\*\*\*, кроме кутикулы экзоскелета, содержащей меланин, формируют белково-меланиновые капсулы вокруг паразитов-патогенов (см. **Гемациты (гемоциты), Меланизация**). Бытует мнение, что меланин помогает грибам выживать даже в условиях атомных реакторов. Экспериментально показано, что тёмные грибы, богатые меланином, в условиях радиации (гамма-излучение) растут лучше. Идею таких экспериментов подсказали факты обнаружения роботами внутри чернобыльского саркофага чёрных грибов. Любые виды физической энергии при малых дозах (до 20 сантигрэй) меланин переводит в тепло. При больших дозах меланин выступает как радиопротектор, защищая клетки от мутаций. Некоторые исследователи считают, что меланин действует как своеобразный понижающий трансформатор, ослабляя энергию излучения и делая её пригодной формой для использования энергетической системой грибов. Кроме того, известно, что меланин блокирует передачу апоптотического сигнала от облучённой клетки к нормальным клеткам! Следовательно, с помощью меланина можно останавливать “разлитие” патологического процесса при радиоационном поражении организма. С общебиологической точки зрения меланин может быть важнейшим компонентом систем,

участвующих в поддержании энергетического баланса в живой природе, и его необходимо учитывать при различного рода расчётах.

\*\*Полимер, состоящий из разных мономеров (гетерополимер).

\*\*\*Считается, что у насекомых высокая эволюционная зрелость; они уже испытали все превратности эволюции и давно достигли адаптационные вершины.

**Меланиты.** От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный*. Так называются животные, имеющие совершенно чёрную окраску шерсти.

**Меланобласты.** От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный* и blast – *росток* (англ. a sprout, a bud). Эмбриональные клетки, происходящие из нервного гребня, мигрирующие в раннем эмбриогенезе в различные части тела и превращающиеся в зрелые неподвижные *меланоциты*, синтезирующие меланин. На ранней стадии дифференцировки, включая период миграции, меланобласты не образуют ни тирозиназы, ни меланина. Достигнув места окончательной локализации, меланобласты перестают делиться\*. Образование меланобластами *меланосом* – признак заключительного этапа дифференцировки меланоцитов. С возрастом запас меланобластов (как и их пролиферативная активность) уменьшается, что приводит к *поседению волос*. Возможно также и нарушение дифференцировки меланобластов в меланоциты (см. **Меланосомы, Меланоциты**).

\*Отклонение от нормального пути миграции меланобластов приводит к атипичному их распределению и возникновению родинок (невусов).

**Меланоз.** От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный* и -osis – *состояние*. Поражения кожи при *арсеникозе*, сопровождающиеся появлением чёрных пятен на груди, спине и руках (см. **Арсеникоз**).

**Меланокортиновые гормоны. МК-гормоны.** Семейство пептидных гормонов: адренокортикотропный гормон (АКТГ) и все виды меланоцитостимулирующего гормона (МСГ) –  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ - МСГ. АКТГ стимулирует стероидогенез в коре надпочечников; его концентрация возрастает при стрессе.  $\alpha$ -МСГ контролирует формирование покровительственной окраски у животных (распределение меланина) и стимулирует функциональную активность клеток Сертоли в семенниках. Меланокортины проявляют внадпочечниковые, внекожные эффекты – нейроэндокринное, нейропротективное, нейротрофическое, терморегуляторное и кардиоваскулярное, а также противовоспалительное и липолитическое действие. Оказывают влияние на память, половое поведение, двигательную и познавательную деятельность. Известно пять типов рецепторов для МК-гормонов. Белки семейства *Агути* – конкурентные ингибиторы МКГ. Их экспрессия носит тканеспецифический характер.

**Меланома.** От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный* и oma – *опухоль*. Опухоль кожи, развивающаяся из пигментных клеток меланобластов (меланоцитов). Является одной из самых злокачественных

форм рака. Наиболее высокие показатели заболеваемости и смертности отмечаются среди “белого” населения жарких стран. В последние годы отмечается рост частоты меланомы практически во всех странах, возможно, из-за широкого использования соляриев. Единственное животное, у которого в естественных условиях развивается меланома – это опоссум. При этом опоссумы имеют более совершенную иммунную систему, оснащённую уникальным рецептором Т-лимфоцитов, которого нет у плацентарных животных, включая человека.

У гибридов двух пресноводных видов центральноамериканских рыб *меченосцев* (*Xiphophorus maculatus* × *Xiphophorus montuzumae*) почти всегда образуются меланомы, возникающие из *макромеланоцитов* – клеток, достигших определённой стадии дифференцировки. При этом *микромеланоциты* и другие пигментные клетки остаются интактными. Эти экспериментальные данные говорят в пользу представлений о том, что *меланомы* могут быть вызваны определённым сочетанием генов или изменением программы нормальной активности генов, а не отдельными “опухолевыми генами”.

**Меланопсин.** От греч. melanos (melas) – *чёрный* и opsis – *зрение* (*зрелище, вид*) и protein – *белок*. Светочувствительный белок сетчатки глаза млекопитающих (в том числе и человека), участвующий в регуляции циркадного ритма. Другими словами, зрительный пигмент, содержащийся в ганглиозных клетках сетчатки глаза и реагирующий на свет (уровень освещённости). Показано, что мыши, мутантные по гену *Opn4*, кодирующему меланопсин, а также мыши, рождённые от самок-матерей, содержащихся на поздних сроках беременности в полной темноте, страдают от потери зрения из-за обильной пролиферации кровеносных сосудов в сетчатке (пролиферативной ретинопатии) (см. **Ретинопатия**).

**Меланосомы.** От греч. melanos (melas) – *чёрный* и soma – *тело*. Внутриклеточные образования (цитоплазматические структуры), присутствующие в меланоцитах и меланофорах, организованные в виде пузырьков, ограниченных мембранами, и содержащие фибриллярный белок, который формирует сетчатый матрикс в виде пластов, включающих пигмент *меланин* (меланин откладывается в виде меланопротеиновых комплексов). Синтез меланина из тирозина осуществляется на этом белковом матриксе. Меланосомы, полностью заполненные меланином, называются *меланиновыми гранулами*. Обычно меланосомы образуют защитный зонтик над ядром меланоцита, препятствующий повреждению ДНК УФ-светом. В волосяных фолликулах меланоциты с короткими отростками (дендритные меланоциты передают меланосомы кератиноцитам, образующим волос (см. **Меланоциты**).

**Меланотропин.** От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный* и tropos – *поворот*. Семейство полипептидных гормонов (13, 18 и 22\* аминокислотных остатков) промежуточной доли аденогипофиза, проявляющих активность у позвоночных животных. У человека функция меланотропина не выявляется. Стимулирует синтез меланина,

пролиферацию меланобластов и размеры меланоцитов кожных покровов. Гептапептид, отвечающий за активность гормона, присутствует также в структуре *кортикотропина* и *липотропинов*, и обуславливает их меланоцитстимулирующую активность. Синонимы – *меланоцитстимулирующий гормон, интермедин* (устар.)

\*Характерен только для человека.

**Меланофоры.** От греч. *melanos* (*melas*) – *чёрный* и *phoresis* – *переносу*. Клетки животных (рыб, амфибий, пресмыкающихся) содержащие меланосомы – гранулы пигмента меланина.

**Меланоциты.** От греч. *melanos* (*melas*) – *чёрный* и *kytos* – *клетка*. Пигментные клетки нижнего слоя эпидермиса, которые в норме не делятся и их популяция может пополняться только из пула *меланобластов* за счёт дифференцировки последних. На самом деле у позвоночных животных образуются меланоциты двух типов: 1. Эпителиальные тканевые меланоциты, появляющиеся в проксимальной половине глазного пузыря и образующие пигментный слой сетчатки глаза. 2. Свободные меланоциты, возникающие из нервного гребня в виде *дендритных* (звёздчатых) *меланобластов*, мигрирующих в кожу, волосяные фолликулы и сосудистую оболочку глаза. Это эпидермальные меланоциты (меланоциты эпидермиса кожи) и дермальные меланоциты волосяных (у животных) и перьевых фолликулов (у птиц), передающие меланосомы окружающим их кератиноцитам. Изменение формы меланоцитов приводит к перераспределению в них меланосом и изменению окраски тела у животных. Этот процесс находится под контролем гена *d* (*dilution* – *разбавление*) (см. **Меланосомы**). У низших позвоночных есть также меланоциты внутренних оболочек тела. У человека эпидермальные меланоциты формируют комплекс с клетками мальпигиева слоя кожи\*, образуя структурно-функциональную эпидермально-меланиновую единицу, в которой клетки мальпигиева слоя могут путём фагоцитоза захватывать меланосомы и меланоциты, регулируя, тем самым, количество меланина в коже.

Меланоциты кожи\*\*, под воздействием УФВ-излучения (и гормона *меланотропина* у животных) синтезируют защитный пигмент *меланин*, от которого зависит цвет кожи человека (загар)\*\*\* и который является своеобразным фильтром, поглощающим УФ-лучи и нейтрализующим свободные радикалы, образующиеся под воздействием УФ-света. Меланин также защищает организм от разрушения УФА-светом *фолатов* и снижает интенсивность образования витамина D<sub>3</sub>, избыток которого токсичен для организма (следует отметить, что длинноволновая часть спектра УФ, наиболее глубоко проникает в дерму) (см. **Меланин, Меланотропин, Мелатонин, Фолиевая кислота**).

\*Назван по имени Марчелло Мальпиги (M. Malpighi, 1628–1694) – итальянского анатома, врача и натуралиста.

\*\*У взрослого человека любой расы на 1 мм<sup>2</sup> кожи присутствуют от 1000 до 2000 меланоцитов. Более тёмный цвет кожи обусловлен

повышенным синтезом меланина и образованием большего количества меланосом, которые интенсивно транспортируются в окружающие меланоциты клетки кожи. Другими словами, цвет кожи у представителей разных рас определяется количеством и особенностями строения меланосом.

\*\*\*Загар (sun-tan) у человека под влиянием солнечного света связан с увеличением числа пигментированных меланоцитов, а также числа меланосом на клетку.

Меланоциты животных обладают способностью синтезировать меланины разных цветов (жёлтого, коричневого, чёрного). Цвет зависит от ряда аллелей, расположенных в локусе В (black – *чёрный*). У мышей также известны девять аллельных форм гена, локализованного в локусе А (agouti – *агути*), определяющем синтез меланинов разных цветов.

**Мелатонин.** От греч. melanos (melas) – *чёрный* и tonos – *напряжение, активность*. Системный нейрогормон из группы биогенных моноаминов, высвобождаемый эпифизом – *пинеальным телом*, или *шишковидной железой*, называемой образно “третьим глазом” (см. **Эпифиз**). Химическое название гормона N-ацетил-5-гидрокситриптамин. Мелатонин, как некая активная субстанция, был открыт в 1917 г. в исследованиях способностей амфибий к изменению цвета кожи под действием экстракта пинеальных желёз крупного рогатого скота. (Экстракт осветлял кожу головастика, влияя на эпидермальные меланофоры.)\* Мелатонин вырабатывается из незаменимой аминокислоты *триптофана* (или производного триптофана – серотонина, что снижает уровень последнего в головном мозгу) только в тёмное время суток (даже при искусственном освещении выработка мелатонина прекращается)\*\* . Поэтому спать необходимо только в полной темноте\*\*\*. Мелатонин называют *гормоном сна и долголетия*. Он выделяется эпифизом только в медленную фазу сна, когда происходит “восстановление” и “ремонт” организма. В 2017 г. было установлено, что мелатонин способствует сну даже у примитивной медузы Кассиопеи (см. **Циркадные ритмы (биоритмы)**). В настоящее время мелатонин, или его химический аналог *мелаксен* (N-ацетил-5-метокситриптамин) используется в низких дозах в клинической практике для восстановления нормального сна (нормализации биологических ритмов) и снятия синдрома хронической усталости (СХУ) (см. **СХУ**), а также как *геропротектор* и *адаптоген* (мелатонин считается сильнейшим природным антиоксидантом) (см. **Геропротекторы**). Рецепторы к мелатонину обнаружены даже на лимфоцитах, в связи с чем он обладает иммуномодулирующими свойствами. Он также подавляет агрегацию тромбоцитов и снижает артериальное давление. Наконец, интересно отметить, что мелатонин демпфирует (смягчает) негативное влияние на организм солнечных бурь, которые не только приводят к сосудистым катастрофам (инсульты, инфаркты), но могут влиять и на репродуктивную сферу организма человека (увеличение числа случаев рождения двойни и тройни). Синоним (образный) – “*гормон ночи*”.

\*У земноводных мелатонин, действуя на меланофоры и вызывая в них концентрирование пигмента меланина (путём *сжатия* меланофор, что и приводит к осветлению кожных покровов), участвует в регуляции окраски кожи (см. **Меланин**). Благодаря такой особенности действия этого системного регулятора и было образовано его название. (В 1958 г. дерматолог Аарон Лернер с соавторами выделили гормон из пинеальной железы быка и дали ему название). У млекопитающих мелатонин вызывает задержку полового развития (тормозит рост семенников и яичников у неполовозрелых животных), а у взрослых особей тормозит наступление течки (эструса), подавляя секрецию фолликулостимулирующего гормона и, тем самым, задерживая выход яйцеклетки.

\*\*Обнаружено, что мелатонин вырабатывается также в кишечнике и в глазах, но только для локальных потребностей.

\*\*\*Информацию об увеличении освещённости, идущую от *ганглиозных* клеток сетчатки глаза, получает *супрахиазматическое ядро* (СХЯ), которое подаёт сигналы, заставляющие, в свою очередь, *паравентрикулярное ядро* посылать сигнал, подавляющий выделение эпифизом мелатонина. Установлено, что при попадании света на сетчатку глаза уже через 5 минут активность ключевого фермента синтеза мелатонина прекращается. С наступлением темноты запрет снимается, и мелатонин выделяется, и вызывает сон (см. **Ганглионарные светочувствительные клетки глаза**).

**Мелена (melaena)**. От греч. melanos (melas) – *чёрный, тёмный*. Чёрный кал (дэгтеобразный стул), характерный для желудочных кровотечений, возникающих, например, при прободной язве желудка. Важнейший диагностический признак угрожающего жизни состояния, требующего неотложной медицинской помощи.

**Меллитин**. От лат. mellitus – *медовый*. Пчелиный яд, или, точнее, пептид, содержащийся в пчелином яде и повреждающий клеточные мембраны (мембрано-активный яд). Приводит к образованию *простагландинов* (см. **Апитоксин, Простагландины**).

**Мелон**. От англ. melon – *дыня*. У дельфинов, в частности, у белух (*Delphinapterus leucas*) хорошо выраженная жировая подушка, расположенная в передней части головы, представляющая собой акустическую линзу, которую животное может сжимать или расслаблять, фокусируя ультразвук.

**Мембраноатакующий комплекс**. Поровый комплекс в виде кольцевой структуры (ионный канал) в плазматической мембране бактериальной клетки, образованный различными компонентами системы *комплемента* (так называемыми *поздними компонентами* C3b, C5b, C6, C7, C8 и C9)\*. В результате за счёт осмотического процесса внутрь бактериальной клетки поступает вода, приводя к её разбуханию и разрушению (лизису) (см. **Комплемент, Конвертаза**).

\*Где “С” от англ. complement – *дополнение, комплект*.

**Мембраны биологические\***. От лат. *membrana* – *кожица, плёнка, перепонка*. Тонкие пограничные полупроницаемые структуры, построенные на основе двойного фосфолипидного слоя. Клетка представляет собой сложнейшую систему мембран, включая наружную *плазмалемму* (плазматическую мембрану) и систему внутренних мембран эндоплазматического ретикулума, аппарата Гольджи, а также двойных мембран, образующих так называемые *пласты*. Мембраны ограничивают замкнутые пространства (отсеки) различной формы и объёма, начиная от целых клеток и кончая микровезикулами, и имеют толщину от 6 до 12 нм (см. **Компартменты**). Все клеточные мембраны, исключая мембраны митохондрий и пластид, в процессе онтогенеза и жизнедеятельности клетки участвуют в регенерации и образовании друг друга (явление *течения мембран*). Структурную основу мембран составляют *амфифильные* (амфипатические) молекулы липидов, среди которых преобладают фосфолипиды (например, лецитин), образующие подвижный бимолекулярный слой, в который за счёт гидрофобных взаимодействий интегрированы различные мембранные белки (периферические или интегральные)\*\* (см. **Амфифильность**). В последнее время становится ясно, что плазматические мембраны и интегральные мембранные белки могут быть связаны с механизмами возникновения сердечно-сосудистых и нейродегенеративных заболеваний (в первую очередь таких, как болезни Альцгеймера и Паркинсона), а также многих неопластических процессов, которые, в свою очередь, связаны с процессами старения и предопределения продолжительности жизни.

\*Наличие мембран вокруг живых клеток было установлено немецким ботаником Карлом Негели (K. W. Nägeli, 1817–1891), который в 1855 г. обнаружил, что неповреждённые клетки могут изменять свой объём при изменении осмотического давления окружающей их среды.

\*\*Мембраны – это двумерные жидкокристаллические растворы глобулярных белков в липидах. В состав мембран входят липиды, белки, углеводы и вода. Относительные количества липидов и белков сильно варьируют: например, в миелиновых оболочках мягкотных волокон содержится до 80 % липидов, а во внутренней мембране митохондрий печени крыс – 24 %.

Интересно отметить, что некоторые РНК-содержащие вирусы животных также имеют мембранные оболочки, происходящие из плазматической мембраны клетки-хозяина и возникающие в процессе отпочковывания вируса.

**Менакме**. От лат. *mensis* (*mens*) (греч. *men*) – *месяц* и греч. *акме* – *вершина* (высшая точка). Детородный период в жизни женщины. За этот период в среднем созревает около 400 яйцеклеток. Менакме заканчивается прекращением менструального цикла и наступлением климакса (см. **Климакс**).

**Менакрин**. Антимикробный лекарственный краситель, полученный непрямой синтезом из метиленового синего. Во время второй мировой

войны нашёл широкое применение в качестве противомаларийного препарата\* (заменён позднее *хлорохином*). Известен также под названиями *акрихин* (акрихин-иприт) и *атебрин*.

\*Вызывает пожелтение кожи.

**Менархе.** От лат. mensis (mens) – *месяц* и греч. arche – *начало* (англ. the beginning).

Первые неустойчивые менструации. Период становления месячных (менструальных функций) у девочек, связанный с периодом полового созревания (см. **Телархе**).

**Мендель Иоганн Грегор** (Gregor Johann Mendel, 1822–1884). Ботаник и естествоиспытатель, основоположник учения о наследственности, ставшего наукой **генетикой**, первый биолог, применивший математические методы анализа (статистические методы) и открывший общие принципы наследования признаков. Родился в Северной Моравии (область на востоке современной Чехии) в крестьянской семье. Имя *брат Грегор*, под которым Мендель прославился, он принял в 21 год при постриге в монахи ордена Августинцев, что позволило ему окончить теологический колледж в городе Брюнне (Brünn) (ныне Брно, что по-русски означает “Броня” или “Оборона”). Позднее Мендель стал учителем естественной истории в монастырской школе, коим оставался до 1868 года, когда его назначили аббатом (настоятелем) Брюннского мужского католического монастыря Святого Томаса (Фомы) ордена Августинцев. Но ещё раньше в 1856 г. неуёмный Мендель увлёкся селекционной работой и начал проводить эксперименты по скрещиванию разных сортов гороха (чистых линий), несущих альтернативные признаки. (Успех Менделя был обусловлен и тем, что он удачно (по настоятельному совету епископа Антона Эрнста Шаффготча!) выбрал именно горох, цветки которого опыляются собственной пылью. См. книгу Шарона Моалема “**Властелин ДНК. Как гены меняют нашу жизнь, а наша жизнь – гены**”, Москва, Лаборатория знаний, 2016, стр. 29–31). Полученные результаты позволили ему сформулировать количественные закономерности наследования, носящие исключительно статистический характер, и опубликовать в 1865 г. ряд основных положений\*, известных как законы Менделя. **Первый закон Менделя** – *закон доминирования*, или *закон единообразия гибридов первого поколения F<sub>1</sub>*. **Второй закон Менделя** – *закон расщепления*, проявляющийся в поколении F<sub>2</sub> (проявляется после скрещивания между собой гибридов первого поколения F<sub>1</sub>)\*\*. **Третий закон Менделя** – *закон независимого наследования признаков* (аллели каждого гена распределяются в потомстве независимо от аллелей других генов). Этот закон справедлив только для генов, локализованных в разных хромосомах. Положения, сформулированные Менделем, можно также назвать *законом сегрегации аллелей* (в гамету попадает только одна наследственная единица из пары\*\*\*) и *законом независимого расхождения аллелей* (аллели различных генетических локусов распределяются

по гаметам случайным образом). Мендель также впервые доказал, что наследственность является *дискретной* и передаётся с помощью неделимых единиц (у каждой особи их всегда по две), которые он назвал *зачатками* или *факторами* (в современном понимании *генами*\*\*\*\*).

\*Монашески строгая статья Менделя начиналась единственными эмоциональными словами: “*Поразительная закономерность...*”. К сожалению, крупный, но чванливый немецкий ботаник Карл Вильгельм Нэгели (см. **Мембраны биологические**) посоветовал Менделю повторить опыты на другом растении – ястребинке (*Hieracium*); и у Менделя ничего не получилось. Он тогда не знал, что ястребинка размножается *апомиксисом*, что исключает расщепление (см. **Апомиксис**). Следует также отметить, что явления *доминирования* и *расщепления* уже были описаны до Менделя Ш. Ноденом и О. Сажра, но только он сумел обнаружить количественные закономерности, и ввёл понятия признака и определяющего его дискретного фактора. Признание к Менделю пришло только через шестнадцать лет после его смерти, когда в 1900 г. сразу три ботаника – голландец Гуго де Фриз (Hugo de Vries), немец Карл Эрх Корренс (Carl Erich Correns) и австриец Эрх фон Чермак (Erch von Tschermak) повторили независимо друг от друга результаты Менделя на разных растениях (соответственно, энотере, кукурузе и горохе). К слову, им хватило мужества и совести признать приоритет скромного монаха ордена августинцев.

\*\*Проявление “исчезнувшего” признака при скрещивании гибридов первого поколения Гуго де Фриз назвал в 1900 г. *вторым законом Менделя*, или *законом расщепления*. Характерные типы расщепления после скрещиваний, которые наблюдал Мендель, определяются координированным распределением хромосом в мейозе. Интересно отметить, что объяснение закона расщепления признаков дал в 1902 г. студент Сэттон, проходивший практику в лаборатории цитологии у Эдмунда Бичера Вильсона (Wilson E. W., 1856–1939) в Колумбийском университете (здесь же работал и Т. Х. Морган). Сэттон предположил, что всё объясняется поведением хромосом при оплодотворении.

\*\*\*В учебниках эту закономерность обычно ассоциируют с “*гипотезой чистоты гамет*”.

\*\*\*\*Ещё до того, как датский ботаник Вильгельм Людвиг Иогансен ввёл понятие *ген*, эти наследственные факторы Менделя носили много названий, интересных только с исторической точки зрения: *ай-ди* (единицы зародышевой плазмы, сокращённо, i-ds), *биофоры* (Вейсман), *биобласты* (Биль), *геммы* (Гааке), *геммулы* (Дарвин), *иданты*, *идиобласты* (О. Гертвиг), *идиосомы* (Уатмен), *инотагматы* (Энгельман), *мицеллы* (Нэгели), *пангены* (Гуго де Фриз), *пластидулы* (Геккель), *плазомы* (Визнер), *сомакулы* (Форстер) и, наконец, их образно называли атомами (корпускулами) биологии. По Ч. Дарвину некий наследственный материал – геммулы (или пангены) – представители нормальных или изменённых

частей тела, которые могут передаваться следующему поколению (см. **Пангенезис**).

**Менделирование признаков.** Передача признаков, обусловленная независимым поведением негомологичных хромосом в мейозе (когда хромосомы разных пар ведут себя независимо друг от друга и комбинируются в гаметах по-разному).

**Меноррагия.** От лат. mensis (mens) – *месяц* и греч. rhage – *теку, протекаю, прорываюсь* (гео (ρεω) – *течь*). Обильное кровотечение при менструации.

**Менструация.** От лат. mensis (mens) – *месяц* и struo (struxi) – *устраивать*. Месячные. Ежемесячные выделения крови из матки, возникающие в результате отторжения эндометрия, у женщин фертильного (детородного) возраста. Интересно отметить, что у женщин обнаружены особые ограниченные участки на перегородке носа и нижних носовых раковин, названные точками Флисса, которые рефлекторно связаны с половыми органами. У некоторых женщин во время менструации эти области набухают и иногда даже кровоточат (см. **Синдром “кровавых слёз”**). Синоним – *регула*.

**Меристемы.** От греч. meristos – *делимый*. Образовательные ткани растений, состоящие из недифференцированных (эмбриональных) клеток, способных к длительной активной пролиферации. Именно из клеток меристемы в процессе их деления образуются все органы растения, состоящие из специализированных растительных тканей: проводящих, покровных, механических и других. Меристемы гетерогенны по своему клеточному составу: в них входят *инициальные* клетки (аналог стволовых клеток животных), обеспечивающие непрерывный рост растения, и постоянно дифференцирующиеся клетки, “выходящие” из меристемы по мере созревания и специализации. Анатомически различают верхушечную (апикальную, от лат. apex – *верхушка*) меристему, находящуюся на кончиках корней и побегов, и вторичную – латеральную (боковую), а также остаточную меристемы, находящиеся внутри побегов и корней.

**Меркаптаны.** От лат. mer(curium) captans – *“захватывающий ртуть”*. Вещества, имеющие отвратительный запах и представляющие собой кислые спирты, в которых кислород замещён на серу. В толстом отделе кишечника серусодержащая аминокислота цистеин подвергается процессу бактериального гниения с образованием метилмеркаптана (CH<sub>3</sub>SH) и этилмеркаптана (CH<sub>3</sub>-CH<sub>2</sub>SH), а также метана и сероводорода.

**Меробластичность.** От греч. meros – *часть* и blastos (βλαστος) – *росток, побег, зародыш*. В общей эмбриологии этот термин используется для описания формы дробления яйца, при которой наблюдается большее участие яйца в развитии внезародышевых образований (см. **Голобластичность**).

**Мерогамия.** От греч. meros – *часть*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Половой процесс, при котором сливаются две различные, образованные разными по полу особями, гаметы. Они могут быть одинаковыми

по размеру и морфологии – *изогамия*, или различаться (*анизогамия*).  
Синоним – *гаметогамия*.

**Мерогония.** От греч. *meros* – *часть*, *gone* – *семя* и *-ia* – *условия*. Развитие зародыша после оплодотворения безъядерной яйцеклетки. Мерогонию сравнивают с *андрогенезом* – редуцированным мужским партеногенезом.

**Мерозоид.** От греч. *meros* – *часть*, *zoon* – *животное* и *eidos* – *сходство, вид*. Незрелая одноядерная форма плазмодия, способная к инвазии клеток хозяина. Возникает в процессе деления на несколько частей зрелого плазмодия, содержащего несколько ядер.

**Мерокринный (мерокриновый).** От греч. *meros* – *часть* и *krino* – *отделяю, выделяю*. Мерокринная секреция – циклический (неоднократный) процесс отделения водянистого секрета клеткой. Потовые железы у человека относятся к мерокриновым органам, располагающимся в толще дермального слоя кожи и открывающимся на её поверхности. Участвуют в регуляции температуры тела (см. **Апокриновый**). Кожа человека содержит от 2 до 5 млн. мерокриновых желёз, способных отделять при интенсивной физической нагрузке и высокой температуре окружающей среды до 12 л. пота в сутки. В норме пот в основном состоит из воды с примесью аммиака и мочевой кислоты, а также некоторых электролитов. Интересно отметить, что у представителей народов, адаптированных к жаркому и сухому климату, например, у бедуинов пот почти не содержит ценных для организма электролитов, и отделяется не каплями, как у нас, а тонкой поверхностной плёнкой, что эффективнее охлаждает тело. У коренных северных народов, например, эскимосов, которые генетически приспособлены к холоду, и которые наиболее экономно расходуют тепловую энергию, значительно меньше потовых желез на теле и больше на лице, чем у европейцев. Считается, что потовые железы появились у человека, обладавшего относительно современными пропорциями тела (вид *Homo ergaster*), одновременно с утратой волосяного покрова примерно 1,6 млн. лет назад.

**Меромиктия.** От греч. *meros* – *часть* и англ. *mix* – *смешивать*. Например, меромиктические озёра – озёра с устойчивой стратификацией водной толщи, обусловленной повышенной минерализацией слоя гипolimниона. Отличительной особенностью таких водоёмов является отсутствие циркуляции воды в придонных слоях, а из-за наличия сероводорода – отсутствие бентосных организмов (см. **Бентос**). Для таких водоёмов характерна также температурная стратификация в летний сезон.

**Меромиозины.** От греч. *meros* – *часть* и *миозин*. Фрагменты миозина, получаемые при обработке протеазами (трипсином и папаином). Различают лёгкий меромиозин (ЛММ) и тяжёлый меромиозин (ТММ). При обработке ТММ папаином образуются два фрагмента S1 и S2. Фрагмент S1 (М.м. 115 kDa) проявляет АТФазную активность и в отсутствие АТФ связывает актин. В присутствии актина АТФазная

активность S1 возрастает в 100-200 раз (спонтанная активация миозиновой АТФазы F-актином) (см. **Актин**, **Миозины**).

**Меротопы.** От греч. meros – *часть* и topos – *место*. Биотопы очень малого размера, например, части растений (листья, цветки, плоды, кора и т. д.) или других высших организмов. В меротопах размещаются *мероценозы*, поэтому меротопы связывают в один биоценоз определённые жизненные формы, такие как минеры, галлообразователи, собиратели нектара и пыльцы и т. п. Обычно меротопы очень эфемерны, т. е. недолговечны (от греч. ephemeros – *однодневный*).

**Мероценоз.** От греч. meros – *часть* и koinos – *общий, совместный, простой*. Биоценоз малого размера, размещённый в *меротопе* (см. **Меротопы**)

**Мескалин.** Алкалоид (аналог биогенных аминов), получаемый из мексиканского кактуса лофофора (*Lophophora*). Относится к психомиметикам (галлюциногенам), в больших дозах вызывает заболевания, напоминающие психозы. Обладает способностью вызывать *синестезию*. Подобными свойствами обладает и бензедрин (более известный под названием speed).

**Мета-анализ (meta-analysis).** От греч. meta – *вне, сверх*. Исследование, в котором используются результаты других независимых исследований. Синоним – *мета-исследование*.

**Метаболизм.** От греч. metabole – *перемена, поворот, изменение, переход*. Совокупность всех биохимических процессов, протекающих в клетках, или в организме в целом, необходимых для поддержания процессов жизнедеятельности. *Метаболизм* складывается из двух противоположно направленных процессов: *анаболизма* и *катаболизма*. В более узком смысле – *промежуточный обмен*. Для поддержания нормального метаболизма и здоровья человеку необходимо ежедневно получать с пищей около 170 химических соединений. С точки зрения активности метаболизма существует важный биологический принцип: “*Выживает тот, кто не спешит*”. Синонимы – *обмен веществ, биотрансформация*.

**Метаболиты.** От греч. metabole – *перемена, поворот, изменение, переход*. Различные биохимические продукты нормального обмена веществ (метаболизма). По-другому, промежуточные продукты обмена веществ, а также продукты, возникающие при синтезе и распаде макромолекул. Изменение их концентрации без изменения количества или активности ферментов регулирует биохимические процессы, например, интенсивность дыхания.

**Метаболическая инженерия.** Биотехнологический подход, позволяющий осуществлять модификацию определённых этапов метаболических путей в клетках различных организмов-продуцентов. Например, удалять ингибиторы реакций или обходить лимитирующие скорость стадии синтеза, осуществлять суперэкспрессию генов (путём интеграции сильных промоторов) и, тем самым, повышать выход

продукта. Используется также метод переноса полных метаболических путей в новые организмы\*.

\*Выдающийся пример – синтез витамина А в зёрнах риса путём переноса всех компонентов метаболического пути ретинола из других организмов.

**Метаболический профиль.** Метод регистрации метаболитов, позволяющий идентифицировать ключевые гены, ответственные за метаболизм. Целью метода является получение “мгновенной фотографии” метаболических сетей. Является основой современной селекции генетически модифицированных организмов (прежде всего растений).

**Метаболический путь.** Ряд последовательных биохимических процессов, в результате которых в живой клетке (организме) происходит превращение одних веществ в другие.

**Метаболический синдром.** Термин для обозначения сочетания ряда факторов риска, провоцирующих заболевания сердечно-сосудистой системы. Представляет собой состояние организма человека, характеризующееся изменённым липидным профилем крови (высоким уровнем “плохого” холестерина), ожирением, инсулиновой резистентностью и гипертонией. Такое состояние обусловлено по разным данным гиподинамией\*, переизбытком (несбалансированностью питания), а также, вероятно, генетической предрасположенностью. Под ней следует понимать наличие в человеческом геноме генов, способствующих переизбытку и создающих энергетические запасы на всякий непредвиденный случай голодания. Считается также, что “спусковым крючком” расстройства могут служить воспалительные процессы, протекающие в купе с изменениями в составе кишечной микрофлоры (см. **Висцеральная жировая ткань**).

\*По афористичному определению профессора В. В. Фролькиса (1975 г.), *гиподинамия – это конфликт между биологической сущностью человека и созданными им самим условиями существования.*

**Метаболом\*.** От греч. *metabole* – *перемена, поворот, изменение, переход* и *от* – *совокупность* (термин образован по аналогии с термином “геном”). Если говорить образно, то *метаболом* – это “биохимический паспорт”, или метаболический слепок генома, который представляет собой совокупность всех промежуточных соединений (всех малых молекул), участвующих в клеточных процессах или образующихся в результате обмена веществ в организме. Он подобен *геному* – совокупности всех генов, или *протеому* – совокупности всех белков. Если *геном* – это программа жизни и жизнедеятельности организма, то *метаболом* – это все совокупные ингредиенты жизни (химический аналог генома). В черновом варианте метаболома человека ещё в 2007 г. было охарактеризовано и каталогизировано более 2500 метаболитов, 1200 лекарственных препаратов и 3500 пищевых компонентов, которые были обнаружены в человеческом организме. Это новая эра диагностики

и обнаружения болезней. Исследователи Университета Альберты (США) считают, что метаболом – это своеобразный “осведомитель генома”, а также индикатор здоровья и протекающих в организме физиологических процессов. Подсчитано, что единичная замена нуклеотида в ДНК может привести к 100-тысячекратному изменению в уровне метаболизма. В настоящее время в клинических исследованиях анализу подвергаются не больше 1 % метаболитов крови и мочи; в результате очень многое упускается врачами из виду. Метаболом может быть и предсказателем многих генетических и инфекционных заболеваний\*\*, а также болезней, вызванных загрязнением окружающей среды. Метаболом находится в исключительной зависимости от того, что человек ест, какие лекарства принимает, где и в каких условиях живёт, от времени суток, времени года, возраста человека, состояния его физического и психического здоровья, и даже от его душевного состояния и настроения (см. **Флаксом**).

\*Проект “Метаболом человека” (“Human Metabolome Project”) стартовал в Канаде в 2004 г.

\*\*Определённые метаболиты или их различные уровни могут быть связаны с теми или иными заболеваниями, и эти метаболиты могут также **выступать в качестве диагностических маркёров**. В октябре 2016 г. стартовал новый глобальный проект “Human cell Atlas” – “Атлас клеток человека”, цель которого – понимание функционирования всех 240 типов клеток человека.

**Метаботропные рецепторы.** От греч. *metabole* – *перемена, поворот, изменение, переход* и *tropos* – *поворот, направление*. Сложные и очень разнообразные по структуре нейронные рецепторы, которые, в отличие от ионотропных рецепторов\*, используют метаболические процессы клетки для активации постсинаптического ответа. При связывании с ними, например, нейромедиатора глутамата\*\* активируется G-белок с последующей активацией сопряжённой с ним аденилатциклазы и увеличением концентрации вторичного мессенджера цАМФ (сАМР).

\*Рецепторы, использующие ионные каналы.

\*\*Для глутамата насчитали около десяти метаботропных рецепторов (см. **Хеморецепция**). **Метагамный период.** От греч. *meta* – *после, за, между* и *gamos* – *брак*. Период индивидуального развития многоклеточных животных, наступающий вслед за формированием зиготы. Подразделяется на *метагамный палинтомический* и *метагамный монотомический* периоды. В палинтомический период развития размеры бластомеров уменьшаются вдвое при каждом последующем делении (деления дробления). В монотомический период клетки после каждого деления (митоза) восстанавливают свои размеры (объём) (см. **Прогамный период, Сингамный период**).

**Метагенез.** От греч. *meta* – *после, за, между* и *genesis* – *рождение, начало*. Одна из форм вторичного чередования поколений у животных, при которой происходит смена поколений, размножающихся половым или бесполом (вегетативным) путём. Метагенез характерен

для кишечнорастворимых (*Coelenterata*) или колониальных организмов (например, оболочников – *сальп*). Колониальная форма размножается вегетативно, а одиночное поколение размножается половым путём. У кишечнорастворимых сидячий полип может давать вегетативным путём свободноплавающих медуз, которые образуют половые клетки. Из последних после оплодотворения формируются новые полипы. Метагенез может быть *облигатным* (у кольцецов) или *факультативным* (см. **Гетерогония**).

**Метагеном.** От греч. *meta* – *после, за, между* и *геном*. 1. В общем смысле, совокупный геном. 2. В частности, совокупность генов всего сообщества микроорганизмов разных видов, обитающих в каком-либо месте. 3. Термин также относится к совокупному числу генов, микроорганизмов-симбионтов, обитающих по всему телу человека (кожа, ротовая полость, желудок, кишечник, мочеполовой тракт, вагина). Метагеномный анализ\* показал, что микробы, живущие в кишечнике человека, содержат в 150 раз больше различных генов\*\*, чем весь человеческий геном! (см. **Микробиом**).

\*Метагеномный анализ позволил выявить в кишечнике человека около 300 неизвестных науке видов микроорганизмов, а всего к обитателям кишечной микрофлоры можно отнести примерно тысячу видов различных микробов. Эти данные наводят на мысль, что изменения в составе микроорганизмов, а также изменение их количества и характера взаимодействий, могут играть ключевую роль в развитии ряда распространённых патологий человека (воспалительных заболеваний кишечника, развития ожирения, нарушений функционирования иммунной системы и бактериальных вагинозов).

\*\*В рамках проекта 7-й рамочной программы Евросоюза MetaHIT (Metagenomics of the Human Intestinal Tract), стартовавшего в 2008 г., расшифрованы 3,3 млн. генов кишечной микрофлоры человека.

**Метагеномика.** От греч. *meta* – *после, за, между* и *геномика*. Раздел геномики, исследующий совокупные геномы микроорганизмов, населяющих какие-либо локальные места или территории, например, Саргассово море.

**Метазоа (Metazoa).** От греч. *meta* – *после, за, между* и *зоа* (множественное число от *зоон* – *животное*). Общее название, используемое для обозначения всех многоклеточных животных\* (см. **Протозоа**).

Следует отметить, что организмы, состоящие из большого числа клеток, наиболее успешно поддерживают свой гомеостаз и легче справляются с проблемой поддержания низкого уровня энтропии, занимая самые разнообразные экологические ниши. Кроме того, в эволюции многоклеточных, за редким исключением, наблюдается стойкая тенденция к усложнению их организации.

\*Считается, что первые многоклеточные появились 2,1 млрд. лет назад, а примерно 700 млн. лет назад почти одновременно возникли все современные типы животных (см. **Жизнь, ЛУКА**).

**Металлопротеиназы.** Протеолитические ферменты, содержащие в каталитическом центре молекулы ионы металла. Например, некоторые аминопептидазы, эндопептидазы и дипептидазы содержат  $Zn^{2+}$ .

**Металлотioneин.** Низкомолекулярный белок печени, с высоким содержанием остатков цистеина (содержащий *тиогруппы*) и индуцируемый, главным образом, ионами тяжёлыми металлами. Имеет высокую *аффинность* (сродство) к кадмию, ртути, цинку, меди (их двухвалентным ионам). Принимает участие в обезвреживании печенью тяжёлых металлов.

**Метамерия.** От греч. *meta* – *после, за, между* и *meros* – *часть*.  
1. Сегментация, или продольное разделение тела животных на ряд члеников (например, метамерия у кольчатых червей). Считается (только одна из точек зрения!), что метамерия возникла впервые как приспособление к червеобразному движению у некоторых турбеллярий и от них перешла к кольцецам (*Annelida*)\*. У современной морской турбеллярии (*Procerodus lobata*) при отсутствии видимой наружной сегментации внутренние органы расположены метамерно.  
2. Вид изомерии или принцип повторяемости в построении органических веществ. Большая часть высокополимерных биологических соединений построена в соответствии с этим принципом.

\*Метамерия у пелагических предковых форм кольцецов возникла в результате дифференциации сплошного ресничного покрова на отдельные ресничные кольца (трохи).

**Метамеры.** От греч. *meta* – *после, сверх, вне, за* и *meros* – *часть*. В ботанике, *метамеры* – междуузлия стеблей, боковых ветвей и листьев.

**Метамиелоцит.** От греч. *meta* – *вне, сверх* и *миелоцит*. Следующая после миелоцита стадия развития гранулоцитов, на которой эти предшественники палочкоядерных гранулоцитов выходят из костного мозга.

**Метаморфоз.** От греч. *metamorphosis* – *полная перемена формы, видоизменение одной формы в другую* (превращение), где *meta* – *вне, за* и *morphe* – *форма*. Резкое изменение формы организма в процессе индивидуального развития (онтогенеза), регулирующееся гормонами. Часто выражается в полном изменении строения развивающегося животного, например, у насекомых личинка (*larva*) превращается в куколку (*pupa*), а куколка во взрослую форму (*imago*), и происходит этот процесс при участии гормона линьки *экдизона*. Метаморфозом также является превращение хвостатой личиночной формы у бесхвостых амфибий под действием гормона *тироксина* во взрослую бесхвостую особь (лягушку). Метаморфоз – это повторное развитие, развитие заново, он протекает через разрушение предыдущей формы существования и формирование новой формы\* (см. **Дезэмбрионизация**). Метаморфозу

подвергаются многие морские животные – ракообразные (лангусты), морские ежи\*\*, асцидии (оболочники)\*\*\*, а из рыб – камбалы. (При этом изменяется не только форма животного, но и его образ жизни.) Многоклеточные животные освоили метаморфоз уже 300 млн. лет назад. *Метаморфоз – это почти мифологическое явление, дающее две, три различные жизни одному существу.*

\*Ткани и органы личинки (гусеницы) в куколке растворяются и зачатки (имагинальные диски), предназначенные для образования органов взрослого насекомого, развиваются заново (см. **Имагинальные диски**).

\*\*У морских ежей подростковая особь растёт внутри личинки и съедает её, т. е. второй организм начинает свою жизнь внутри ещё живого первого организма!

\*\*\*При метаморфозе асцидии личинки, изменяясь, в буквальном смысле “пожирают” не только хвост, но и свой спинной мозг. Следует отметить, что эту удивительную особенность оболочников обнаружил в 1867 г. русский зоолог и эмбриолог Александр Онуфриевич Ковалевский (1840–1901). (Ковалевский установил общие закономерности развития позвоночных и беспозвоночных.)

**Метанефридии.** От греч. *meta* – *вне, сверх, за*, *nephridion* (уменьшительное от *nephros* – *почка*). Тип выделительной системы у беспозвоночных животных, представленный изменёнными *целомодуктами*. Например, у кольчатых червей метанефридии представлены короткими, не связанными между собой трубочками. В каждом сегменте тела находится пара трубочек, каждая из которых начинается во вторичной полости (целоме) отверстием, начинающемся обычно в виде воронки (*нефростом*) и заканчивается отверстием на поверхности тела – *нефридиальной порой* (см. **Нефридии, Нефростом, Целомодукты**).

**Метанефрос.** От греч. *meta* – *вне, сверх, за* и *nephros* – *почка*. Наиболее совершенная *тазовая почка*, характерная для взрослых амниот. Морфофункциональной единицей *метанефроса* является *нефрон\**, состоящий из капсулы Шумлянско-Боумана (почечного тельца), содержащей сосудистый клубочек, в котором фильтруется первичная моча и системы извитых канальцев, где происходит обратная реабсорбция воды, а также некоторых метаболитов и ионов, и образуется вторичная моча\*\*.

\*Различают нефроны *рептильного* и *маммального* типа. Нефроны маммального типа характерны для млекопитающих (*Mammalia*), имеющих млечные железы (от лат. *mamma* – *женская грудь, сосок, вымя*). В этих нефронах между проксимальным и дистальным извитыми канальцами располагается петля Генле, участвующая в процессе концентрирования первичной мочи.

\*\*Образование вторичной мочи находится под контролем гипоталамического антидиуретического гормона *вазопрессина* (у птиц его функцию выполняет *аргинин-вазотоцин*).

**Метаногены.** От фр. methane – *болотный* и *рудничный газ* (простейший углеводород CH<sub>4</sub>) и греч. genan – *порождать*. Грамотрицательные археи, продуцирующие метан.

**Метаплазия.** От греч. metaplasia – *преобразование* и -ia – *условия*. Превращение одной ткани в другую с сохранением принадлежности к определённому гистогенетическому ряду, например, превращение волокнистой соединительной ткани в хрящевую или жировую ткань. Другими словами, *метаплазия* – это расстройство дифференцировки. Например, *метаплазия* может быть связана с кератинизацией таких клеток, для которых она в норме не встречается (см. **Кератинизация**).

**Метастазин.** От греч. metastasis – *перестановка* и protein – *белок*. Один из ключевых белков – продукт гена mts-1, участвующих в возникновении метастазов. Опухолевые клетки, не экспрессирующие ген mts-1, растут сцеплено с внеклеточным матриксом и друг с другом при участии белков-кадхеринов (в частности, E-кадхерина). Метастазин-1 (Mts-1) относится к белкам, связывающим кальций (активируется кальцием) и подавляющим E-кадхерин, тем самым он отвечает за разрушение контактов между клетками. Показано, что Mts-1 связывается также с тяжёлыми цепями миозина, регулируя его активность, и может индуцировать гибель клеток, если в них экспрессируется нормальный ген-супрессор p53. Наконец, активированный кальцием *метастазин* связывается с моторным белком, получившим название “*немышечный миозин*” и обеспечивающим мобильность раковых клеток внутри организма (белок-локомотив). Учёные образно назвали метастазин “*педалью акселератора, для ракового мотора*”.

**Метастазирование.** От греч. metastasis – *перестановка*. В общем смысле, процесс переноса с током крови или лимфы живых опухолевых клеток или микробов, способных к размножению в той ткани, в которую они заносятся (что приводит к их *распространению* в организме). Патологические изменения, развивающиеся на новом месте, носит название *метастатического* процесса. Различают *лимфогенные* и *гематогенные* раковые метастазы (обусловленные условиями циркуляции тканевой жидкости, лимфы и крови). Лимфогенное метастазирование опухолей начинается через так называемые сторожевые лимфатические узлы\*. В отличие от *инвазии* (см. **Инвазия**), *метастазирование* – это способность опухолевых клеток к миграции на большие расстояния в организме, зависящая от их *адгезивных свойств* (потери адгезивности), а также способность давать *эктопический автономный рост* опухоли (см. **Эктопический рост**). Процессы роста и метастазирования опухолей нуждаются в специальных протеолитических ферментах. Одним из таких ферментов является *урокиназа*. Обнаружено, что *ингибиторы урокиназы\*\** уменьшают размеры опухолей или даже приводят к ремиссии опухолевого процесса у мышей.

Получены убедительные данные, говорящие о том, что метастазирование может быть связано с процессом естественного

слияния опухолевых клеток с фагоцитирующими их белыми клетками, в результате чего возникающие гибриды, склонные к образованию метастазов. Эти гибриды приобретают все свойства, характерные для подвижных фагоцитирующих клеток, и одновременно они сохраняют свойства раковых клеток\*\*\*.

\*В Томском политехническом университете на основе оксида алюминия получен нанокolloид, меченный технецием, позволяющий обнаруживать сторожевые лимфатические узлы.

\*\*Наилучшим эффектом обладают полифенолы, а один из них – *эпигалокатехин-3-галлат* (EGCG), компонент зелёного чая, – наиболее точно связывается с активным центром урокиназы и блокирует её активность. EGCG слабый ингибитор, но по сравнению с другими ингибиторами не токсичен, и может употребляться в высоких дозах. Так максимально допустимая доза одного из ингибиторов урокиназы *амилорида* – 20 мг в сутки, тогда как одна чашка зелёного чая содержит 150 мг EGCG, а некоторые поклонники зеленого чая выпивают больше десяти чашек в день.

\*\*\*Гипотеза слияния клеток в процессе метастазирования была выдвинута ещё в 1900-х гг.

**Метастазы.** От греч. *metastasis* – *перестановка*. Очаги эктопического роста опухоли (см. **Эктопический рост**), связанные с *атипичной миграцией опухолевых клеток\** и их способностью фиксироваться в самых разнообразных тканях, образуя вторичные опухоли, характеризующиеся автономным ростом. Эти вторичные очаги местной инвазии и называются *метастазами*. Например, у пациенток с раком молочной железы часто возникают метастазы в костный мозг. Считается, что около 90% смертей, связанных с опухолевыми заболеваниями, обусловлены не первичными опухолями, а метастазами. Существует несколько гипотез, объясняющих происхождение метастазов. Одна из гипотез основана на идее, согласно которой в опухолевых клетках происходят мутации, приводящие к появлению у них способности к миграции. Другая основана на предположении, что со временем раковые клетки накапливают хромосомные aberrации, нарушающие устоявшиеся межклеточные связи. Обе гипотезы не имеют принципиальных расхождений. Наконец, третья гипотеза предполагает, что способность к метастазированию приобретается опухолевыми клетками после их слияния (*fusion*) с атакующими макрофагами (по типу образования *гибридом*)\*\*. Именно у макрофагов, заложенная в них генетически способность к миграции, позволяет им перемещаться в пределах всего организма. Обнаружено также, что распространение метастазов напрямую зависит от белка *LOX*, посылающего сигналы в опухоль о подготовке “новых мест” в организме для переселения раковых клеток, т. е. этот белок, как квартирмейстер, занимается обеспечением процесса метастазирования\*\*\*.

\*Миграция клеток – важнейшая особенность неоплазии, но она характерна и для многих нормальных клеток, например, для клеток зародыша в эмбриональный период развития. Она характерна также для некоторых клеток взрослого организма и рассматривается как нормальное явление. Достаточно вспомнить миграцию из нервного гребня зародыша клеток *меланобластов*, обеспечивающую нормальное распределение *меланоцитов*, которые, достигнув места своей окончательной локализации, уже больше не делятся. Напротив, если миграция совмещена с пролиферацией, возникают *меланомы*.

\*\*Идея слияния клеток опухоли с атакующими макрофагами (поглощение макрофагами клеток опухоли без последующего переваривания), обеспечивающими миграционные свойства метастазирующих клеток и их устойчивость к химиотерапевтическим препаратам принадлежит американскому биологу Джону Павелеку (John Pawelek).

\*\*\*Этот факт позволяет надеяться на скорую разработку новых эффективных способов предотвращения процесса метастазирования путём блокирования белка *LOX*.

**Метастатические инфекции.** Бактериальные инфекции, приводящие к *септицемии* и инфицированию новых очагов (см. **Сепсис**) К таким инфекциям относится, например, остеомиелит, вызываемый сальмонеллами.

**Метатрохофора.** От греч. *meta* – *после, за, между* и *trochus* – *колесо* и *phoresis* – *перенесение*. Стадия развития полихеты, на которой личинка (трохофора) уже начала превращаться во взрослого червя (см. **Трохофора**).

**Метафаза.** От греч. *meta* – *после, за, между* и *phasis* – *появление*. Стадия митоза, на которой сокращение продольных размеров хромосом достигает максимума, и хромосомы выстраиваются в области экватора клетки, формируя так называемую *метафазную пластинку*, наличие которой говорит о том, что подготовка клетки к расхождению хромосом завершена. На этой стадии очень хорошо видна присущая данному виду форма хромосом, соединённых в области центромеры. Именно на этой стадии определяют *кариотип* клеток (см. **Метафазная пластинка, Кариотип**).

**Метафазная пластинка (*metaphase plate*).** Термин обозначает скопление хромосом в экваториальной плоскости клетки (плоскости, перпендикулярной оси деления клетки) на стадии *метафазы*. Метафазной пластинкой также называют наблюдаемое под микроскопом скопление хромосом на цитологических препаратах после разрыва клетки, приводящего к метафазному разбросу хромосом (*metaphase spread*). Значение правильной хореографии хромосом, выстраивающихся в метафазную пластинку, выявляется в процессе клонирования организмов, при котором перенос ядер из соматической клетки в яйцеклетку может нарушить способность хромосом выстраиваться

нужным образом в метафазе, что, в свою очередь, может привести к нарушению процесса морфогенеза.

**Метацентрик.** От греч. *meta* – *сверх* и *kentron* – *центр* (англ. a center). Хромосома с равными или почти равными плечами. Синоним – *метацентрическая хромосома*.

**Метгемоглобин (MtHb).** От греч. *meta* – *вне, сверх, за* и *гемоглобин*. Гемоглобин, в котором ион железа, окислен до трёхвалентного состояния ( $Fe^{3+}$ ), что лишает гемоглобин способности обратимо связывать кислород. В норме такое окисление происходит спонтанно, в то время как для связывания кислорода необходимо восстановление железа до двухвалентного состояния. Спонтанно окисленный метгемоглобин в норме восстанавливается за счёт восстановленного *никотинамидадениндинуклеотида* (НАД<sup>+</sup>H). В нормальных условиях оксигенации кровь человека и животных содержит от 1 до 2 % MtHb. Известно большое число химических соединений, приводящих к патологической метгемоглобинемии.

**Метилаза *de novo*.** Фермент DNMT1, метилирующий в процессе эмбриогенеза неметилированные последовательности ДНК-мишени. На ранних стадиях эмбриогенеза в геномной ДНК почти нет метилированных сайтов\* и, кажется, все гены находятся в активном состоянии. Думается, что первыми DNMT1 начинает метилировать цитозины транспозонов и ретротранспозонов, в том числе Alu-повторов, “выключая” их активность (см. **Метилирование ДНК**).

\*В раннем эмбриогенезе на стадии образования бластоцитов специальные деметилазы проводят деметилирование хромосом, исключая диверсифицированные гены, у которых каким-то образом проводится неполное деметилирование, причём ускользает либо отцовский, либо материнский аллель. Но уже на стадии гаструляции гены вновь метилируются.

**Метилаза поддерживающая.** Ферменты DNMT3A и DNMT3B, добавляющие метильные группы к уже метилированным наполовину сайтам-мишеням.

**Метилазы.** Общее название ферментов, добавляющих метильные группы (метил-радикалы,  $-CH_3$ ) к молекулам-мишеням. Донорами метильных групп могут быть метионин, холин, трихостатин А, фолиевая кислота, витамин B<sub>12</sub> (см. также **Бетаин, Метионин**).

**Метилирование ДНК.** Химическая модификация ДНК, представляющая собой процесс энзиматического присоединения метильных групп к основаниям, находящимся в составе ДНК. Является эпигенетическим механизмом модификации генома. Метилирование ДНК обнаружено как у прокариот, так и у эукариот, исключая дрожжи. Модификации подвергаются только цитозиновые остатки (по пятому положению кольца), которые фланкируются остатком гуанина, лежащим со стороны 3'-конца, т. е. выделяется динуклеотид 5' CpG. В результате образуется 5-метил-цитозин, при этом метилируются

обе комплементарные цепи ДНК. У млекопитающих метилирование вовлечено в сложные процессы регуляции экспрессии генов\* за счёт механизмов ДНК-белкового взаимодействия в хроматине, поскольку препятствует считыванию информации с генов (см. **Метилцитозинсвязывающие белки**). В дифференцированных клетках большинство генов и их промоторов находятся в “отключённом” состоянии. Паттерны метилирования не передаются через родительские гаметы, а “стираются” вскоре после зачатия. Восстановление исходной картины метилирования происходит *de novo* в процессе эмбриогенеза (см. **Метилаза *de novo***). Этот процесс многоазовый, осуществляемый сменяющимися друг друга в определённые моменты эмбриогенеза волнами метилирования-деметиления, и в дальнейшем поддерживается неизменным в клетках взрослого организма (см. **Метилирование поддерживающее**). Чем руководствуются ферменты, возвращающие метильные группы на прежние места, подлежащие импринтингу, загадка? Но, ясно, что этот процесс не безошибочный и может приводить к сбоям в эпигенетическом механизме наследования (см. **Эпигенетика, Импринтинг**). Существует гипотеза, согласно которой метилирование – это форма защиты генома от транспозонов и вирусов, а также других подвижных генетических элементов генома (эндогенных “паразитов”)\*\*, нарушающих при транспозиции его структуру (см. **Транспозоны**).

\*Как правило, чем больше степень метилирования сегмента ДНК, тем меньше вероятность его транскрипции в РНК. Молчащие аллели импринтированных генов обычно содержат множество метилированных групп.

\*\*Примерно 45 % генома человека занимают вирусные неполные геномы, гены и их фрагменты, и большинство из них обильно метилированы (см. **Эгоистичная ДНК**).

**Метилирование поддерживающее.** Энзиматический процесс метилирования ДНК, осуществляемый ДНК-(цитозин-5)-метилтрансферазой 1 (DNMT1), характерный только для клеток взрослого организма. Осуществляется во вновь синтезированной цепи ДНК при делении клеток и поддерживает относительно неизменными установившиеся в эмбриогенезе паттерны метилирования, присущие данному типу клеток (см. **Метилирование ДНК**).

**Метилксантины.** Родственные соединения, в группу которых входят такие биологически активные вещества как кофеин (*триметилксантин*, содержащийся в кофе) и теобромин чая. Смесь метилксантинов входит также в состав горьких какао-бобов и, соответственно, шоколада, и способна вызывать лёгкое чувство эйфории.

**Метилом.** Понятие, отражающие совокупные паттерны метилирования генома клетки (термин образован по аналогии с терминами *геном* и *протеом*).

**Метилцитозинсвязывающие белки.** Метилирование CpG-сайтов ДНК у млекопитающих приводит к формированию многосубъединичных

репрессорирующих белковых комплексов, которые индуцируют деацетилирование гистонов. В состав этих комплексов входят *метилцитозинсвязывающие белки*, из которых наиболее изучен MeCP2. Этот белок локализуется в ядре в комплексе с гистоновыми деацетилазами и связывается только с сайтами, содержащими метилированные динуклеотиды CpG. В результате связывания MeCP2 через корепрессор индуцирует деацетилирование гистоновых белков, приводящее к модификации структуры хроматина и подавлению транскрипции\*. Таким образом, метилирование – это эпигенетический процесс подавления транскрипционной активности (см. **Метилирование ДНК**).

\*Установлено, что неметилированные CpG-островки содержат хроматин с открытой конфигурацией, в котором гистоновые белки, образующие нуклеосому, находятся в ацетилированной форме (так называемый *транскрипционно компетентный хроматин*). Деацетилирование гистонов изменяет структуру хроматина и делает её недоступной для транскрипционных факторов.

**Метилхолантрен.** Один из сильнейших канцерогенов, в том числе и для человека.

**Метионин.** Незаменимая аминокислота, донатор подвижных метильных групп. Необходима для обмена серусодержащих аминокислот, синтеза адреналина (эпинефрина), креатинина и, главным образом, синтеза *холина* (поэтому препятствует жировой дегенерации печени при циррозах, гепатозах и гепатитах), а также для синтеза других биологически важных веществ. Участвует в реакциях переметилирования, дезаминирования, декарбоксилирования аминокислот и обладает детоксицирующим действием. Используется для комбинированной терапии атеросклероза, сахарного диабета и восполнения дефицита белка.

**Метисы.** От фр. *metis*\* < лат. *mixtus* (*mixticus*) – *смешанный* (*mixtio*\*\* – *смешивание, смесь*), *скрещенный*. 1. Помеси животных разных пород. 2. Люди, родившиеся от представителей разных человеческих рас. К метисам относятся *гаучо* – жители степных районов Аргентины и Уругвая, занимающиеся в основном животноводством – одни из лучших наездников. Представляют собой креольские помеси испанцев и индейских женщин. *Креолы* (от исп. *criollo*) – помеси представителей белой (европеоидной) и цветной расы (в частности, на Аляске, креолы – помеси русских с индейцами, алеутами или эскимосами). *Мулаты* – потомки от браков представителей европеоидной расы с неграми. Темнокожие мулаты – *мавры*, а светлокожие мулаты – *альбиносы*. Мулаты в третьем поколении, если один из родителей негр, называются *камбрами*. *Замбосы* – метисы, рождённые от родителей – представителей красной и чёрной рас, в частности, в Латинской Америке помеси негров (африканцев) и индейцев называются *самбо* (от исп. *zambo*), а на острове Ямайка самбо – это помеси мулатки и негра. *Квартероны* (от исп. *cuarto* – *четверть*) – потомки от браков мулатов с представителями европеоидной расы. Потомок белого

человека и квартерона – *гриффадо* (от исп. *griffado*), а китайца и индианки – *ворона*.

\*Русские эквиваленты – болдырь, помесь, паболдырь (второе поколение помеси).

\*\*Вспомните, слово *микстура*.

**Метод генетического комплементирования.** Экспериментальный метод, при котором в яйцеклетке с помощью целенаправленного мутагенеза разрушается ген, а взамен вставляется гомологичный ген, полученный из другого организма. Этим методом была доказана гомологичность гомеозисных генов человека и дрозофилы (их полная взаимозаменяемость!) (см. **Нох-гены**).

**Метод генетического нокаутирования генов.** От англ. “knock out” – *вышибание*. Метод целенаправленного разрушения (выключения) определённого гена в геноме с помощью механизма гомологической рекомбинации путём интродукции дефектного гена в геном эмбриональных стволовых клеток (обычно мыши, с получением так называемых “нокаутированных” мышей)\*. Метод даёт возможность определять биологическое назначение определённых генов и их функции в геноме. При этом можно последовательно “выключать” ген за геном и исследовать их роль в организме (см. **Рекомбинация гомологичная**). Синоним – *генный нокаут*.

\*Другими словами, метод интеграции доминантных, плохо функционирующих *трансгенов* или замены эндогенного гена нефункциональной копией для моделирования у животных заболеваний человека.

**Метод CAR.** Генная терапия, направленная на лечение, в частности, острого лимфобластного лейкоза (ALL) у детей, часто не поддающегося химиотерапии. Метод основан на применении сконструированных (химерных) рецепторов антигенов (англ. аббревиатура CAR). Эти рецепторы экспонируются модифицированными *in vitro* Т-лимфоцитами пациента\*, которые приобретают способность после возвращения в организм находить специфические белки (антигены) лейкозных клеток и разрушать их.

\*В выделенные из крови пациента Т-клетки интродуцируют целевые гены химерных рецепторов, помещённые в векторы, сконструированные на основе лентивирусов (вирусов, тропных к лимфоидным клеткам).

**Метод “дробовика”.** Русский перевод с английского названия метода секвенирования ДНК *shot-gun* (*shotgun* – *дробовик*). Метод секвенирования генома в виде случайно образованных фрагментов ДНК\*. Название метода возникло из-за того, что ДНК предварительно дробится с помощью рестриктаз на множество фрагментов (кусочков), как будто в геном выстрелили из дробовика. В основе метода лежит принцип восстановления секвенированной последовательности (большой вставки в ВАС- или РАС-векторе), “клон за клоном”, которую предварительно разрезают на более короткие *случайные* фрагменты (по 1–2 тыс. п. н.).

Эти фрагменты затем секвенируют по отдельности и полученные данные вводят в компьютер, который с помощью специальных алгоритмов ищет перекрывающиеся последовательности и восстанавливает исходную последовательность. В рамках проекта “Геном человека” (HGP) использовали “иерархический метод дробовика”, а также “метод полногеномного дробовика”. Последним методом воспользовалась частная биотехнологическая компания “Celera Genomics”, не проводившая предварительного картирования генома, как это сделали исследователи из Международного Консорциума под руководством Френсиса Коллинза (см. Проект “Геном человека”, Континги). Синонимы – *метод случайного разрезания генома рестриктазами*, англ. *shot-gun experiment, shot-gun sequencing method* (русский эквивалент – *шотган-секвенирование*).

\*Техника была предложена в 1977 г. английским биохимиком, лауреатом двух Нобелевских премий (1958 и 1980 гг.), Фридериком Сенгером (F. Sanger).

**Метод терминаторов (англ. chain termination method) или метод обрыва цепи.** Метод определения нуклеотидной последовательности (секвенирования) ДНК – современная фундаментальная технология, использующая *дидезоксинуклеотидтрифосфаты* в качестве *терминаторов* полимеразной реакции.

**Метод фагового дисплея\*.** Генно-инженерный метод, использующийся в современной фармацевтике и позволяющий выставлять (представлять) на белковой капсуле фагов продукты генов, внесённых в участки фаговой ДНК, отвечающие за состав этой оболочки. Такой подход позволяет отбирать среди поверхностных белков фага белки и пептиды с требуемым свойствами. Этим способом, например, был получен антительный препарат *адалимумаб*, одобренный FDA в 2002 г. для клинического применения при лечении псориаза, ревматоидного артрита и ряда воспалительных заболеваний кишечника.

\*Метод был разработан в 1985 г. Джорджем Смитом (George P. Smith, Университет Миссури-Колумбия, США) и использован для направленной эволюции антител Грегори Винтером (Sir Gregory P. Winter, Кембридж, Великобритания). За эти работы оба автора получили в 2018 г. Нобелевскую премию по химии.

**Методика-FISH.** От англ. *fluorescent in situ hybridization* – *флуоресцентная методика гибридизации нуклеиновых кислот in situ*. Наиболее разрешающий её вариант – многоцветная гибридизация *in situ*. Для получения многоцветных изображений используют разные флуорохромы, которыми метят разные зонды ДНК. Использование *n*-числа флуорохромов позволяет одновременно выявлять локализацию  $2^n-1$  фрагментов ДНК. Так, например, 24-цветная FISH-окраска хромосом человека позволяет получить метафазную пластинку, в которой каждая отдельная хромосома окрашена в свой псевдоцвет. Окраска хромосомы более чем одним цветом говорит о наличии транслокации. В настоящее время некоторые варианты многоцветной FISH-окраски используют

в диагностических целях для выявления хромосомных перестроек у человека.

**Метоксения.** От лат. *meta* – *вне, за пределами* (здесь в смысле *перемена*), греч. *xenos* – *чужой* и *-ia* – *условия*. Свойство паразита сменять в циклах своего развития двух и более различных промежуточных хозяев. Синоним – *гетерецизм* (*heterecism* – *разнохозяйность*) (см. **Гетерецизм, Гетероксения**).

**Метотрексат.** Ингибитор фермента *дигидрофолатредуктазы*. Антиметаболит, препятствующий синтезу тимидинмонофосфата и, следовательно, ДНК. Давно применяется в клинической практике как противоопухолевое средство. Синоним – *аметоптерин*.

**Механизм-SOS.** Защитный механизм у бактерий. Название возникло из-за того, что в определённых условиях (например, при воздействии на бактериальную клетку антибиотиков из класса *фторхинолонов*) в ней возникает сигнал тревоги, включающий механизм усиленного образования мутаций. Так у *E. coli* спусковым триггером процесса является расщепление при участии белка *RecA* регуляторного белка *LexA*, связывающегося с одноцепочечной ДНК, и служащего репрессором SOS-сигнала. В результате включается ряд *молчащих* генов, индуцирующих в процессе репликации образование мутаций, в том числе и в гене ДНК-гиразы, на которую действует, например, ципрофлоксацин, и фермент, видоизменяясь, становится недоступным для антибиотика (см. **Резистентность**). Синоним – *SOS-ответ*.

**Механизмы передачи сигналов.** Сигналы внутрь клеток могут поступать различными путями: 1. Через рецепторы, связанные с G-белками. GTR-связывающий белок (G-белок) регулирует фермент, генерирующий вторичный внутриклеточный мессенджер. 2. Через рецепторы, которые после связывания лиганда активируют собственную рецепторную тирозинкиназу, путём её автофосфорилирования. После её фосфорилирования возможен Ras-зависимый путь, когда лиганд, например, PDGF активирует через систему адаптерных белков (см. **Адаптерные белки**) киназу киназ-киназного сигнального пути.), или Ras-независимый путь, например, через фосфолипазу C (PLC $\alpha$ ) или PL3 киназу. 3. Через рецепторы, которые после связывания лиганда активируют гуанилатциклазу, образующую из GTP вторичный мессенджер – циклический GMP (сGMP). 4. Через адгезионные рецепторы (белки интегрины), связывание которых с внеклеточным матриксом изменяет состояние цитоскелета. 5. Через управляемые (рецепторные) каналы, которые открываются или закрываются в зависимости от наличия сигнального лиганда или под воздействием изменяющегося мембранного потенциала. 6. Через ядерные рецепторы действуют стероидные гормоны, активирующие транскрипционные факторы.

**Механозависимый фактор роста.** Физиологически активный белковый фактор, обладающий высокой специфичностью к мышечной ткани млекопитающих и стимулирующий процессы регенерации

(репарации) в мышцах. На его основе могут быть созданы перспективные средства для лечения тяжёлых мышечных дистрофий, а также препараты для увеличения мышечной силы\*.

\*В экспериментах на мышцах и крысах инъекции препарата временно увеличивают силу животных в 1,5–2 раза.

**Миазы.** От греч. (mias)ma – *скверна, грязь*. Раны (инвазии), в которых развиваются личинки облигатных тканевых паразитов – вольфартовых мух (*Wohlfahrtia magnifica*), мясных мух (семейство *Calliphoridae*).

**Миастения.** От греч. муо (mys) – *мышца, мускул* и astheneia – *слабость*. Буквально, мышечная слабость. Часто обусловлена прогрессирующей атрофией мышц. Заболевание ассоциировано с антигенами системы HLA (см. **Главный комплекс гистосовместимости человека**).

**Миастения гравис (myasthenia gravis).** Буквально, *тяжёлая миастения* (мышечная слабость). Хроническое прогрессирующее аутоиммунное заболевание, обусловленное образованием антител, специфичных к ацетилхолиновым рецепторам мышечных волокон скелетной мускулатуры, что приводит к нарушениям нервно-мышечной передачи. Клинически проявляется как *псевдопаралитическое* состояние, вызванное нарушениями сокращения мышц, без их выраженной атрофии. Обычно начинается с поражения лицевых мышц. Синоним – *болезнь Гольдфлама*. *Злокачественная миастения* также относится к аутоиммунным заболеваниям, вызванным специфическими антителами против канальных белков мышечных волокон. Синоним – *тяжёлая псевдопаралитическая миастения*.

**Мигрень.** От фр. migraine < греч. hemikrania – *половина черепа* (hemi – *половина* и kranion – *черепа*). Неврологическое расстройство, сопровождающееся мучительной (повторяющейся) пульсирующей головной болью, часто локализуемой в одной половине головы (монологическая боль)\*. Мигрень характеризуется разнообразным спектром симптомов: повышенной чувствительностью к звукам и свету, чётко выраженной стадийностью (продром→аура→собственно головная боль→постдром), длительностью и частотой повторения приступов. В настоящее время считается, что в возникновении приступов головной боли при мигрени виноваты легко возбудимые нейроны тригеминальной области ЦНС\*\*, реагирующие на самые слабые раздражители (см. **Тригеминальные нейроны**). Синонимы – *гемикрания\*\*\**, “*гистаминовая*” головная боль, англ. “cluster head”.

\*Также носит название “периодическая Джефферсонова головная боль”. По имени 3-го американского президента Томаса Джефферсона (1743–1826), который страдал этим неврологическим недугом.

\*\*Считается, что повышенная возбудимость *тригеминальных нейронов* имеет генетическую природу и часто имеет наследственную семейную историю.

\*\*\*Первоначально древнегреческое название *гемикрания* превратилась в *мегрим*, а затем в *мигрень* (греч. *scotaphos* – *боль в висках, мигрень*).

**Мидриаз.** От лат. *mydriasis* – *патологическое расширение зрачков*. Расширение зрачка может также возникать, например, при применении антагонистов (блокаторов)  $H_1$ -гистаминовых рецепторов. К расширению зрачков приводит атропин и некоторые наркотики. Синоним – *коректазия*.

Интересно отметить, что совы способны почти мгновенно расширять зрачки.

**Миелин.** От греч. *myel* – *мякоть* (*myelos* – *костный мозг*).  
1. Липидно-белковая структура рулонного (многослойного) типа, сформированная шванновскими (глиальными) клетками и покрывающая аксоны мякотных нервных волокон. Другими словами, жироподобное (фосфолипидное) образование мякотных нервных волокон, изолирующих волокна друг от друга. Из-за белого цвета миелина миелинизированные аксоны выглядят белыми. Миелин разрушается при рассеянном склерозе и некоторых других нейродегенеративных заболеваниях (см. **Миелиновая оболочка (чехол), Миелиновые фигуры, Рассеянный склероз, Синдром Гиллайна-Барре**).

2. Жировые (липидные) капли, образующиеся при аутолизе клеток, или при посмертном разложении биологических тканей.

**Миелиновая оболочка (чехол).** От греч. *myel* – *мякоть*. Оболочка мякотных (миелинизированных) проводящих нервных волокон, образованная плазматической мембраной *миелоцита* (*шванновской клеткой*), многократно обёртывающей осевой цилиндр волокна (аксон) в процессе спирального псевдоподиального роста. Имеет ламеллярное строение. Слои её сливаются, образуя плотный фосфолипидный футляр, прерывающийся через промежутки равной длины открытыми участками мембраны шириной 1 мкм, получившими название *перехватов Ранвье*. Миелиновая оболочка содержит в 4–16 раз меньше белков, чем другие физиологически активные мембраны.

**Миелиновые фигуры.** От греч. *myel* – *мякоть*. Структуры, возникающие из фосфолипидов и белков в фазе некроза погибающих клеток. Различают два вида миелиновых фигур: 1. Наружные – представлены в виде длинных нитей, придающих клетке “косматый” вид. Распадаются, спустя некоторое время, на мелкие шарики. 2. Внутренние – представляют собой концентрические круги или фигуры в виде гантелей.

**Миелит.** От греч. *myel* – *мякоть* и суффикса “ит”, обозначающего воспалительные процессы. Обобщённое название воспалительных процессов (заболеваний) костного мозга.

**Миелобласты.** От греч. *myel* – *мякоть* и *blast* (*blastos*) – *росток, побег*. Клетки предшественники лейкоцитов (первая стадия после коммитированного предшественника, а следующая после миелобласта – *промиелоцит*). Своё название получили из-за того, что образование этих

клеток и их потомков происходит исключительно в ткани кроветворного костного мозга.

**Миелоидный.** От греч. *myel* – *мякоть* и *eidos* – *сходство, вид*. Относящийся к костному мозгу. Например, миелоидная ткань.

**Миелолейкоз.** От греч. *myel* – *мякоть*, *leukos* – *белый, бесцветный* и *-osis* – *состояние*. Рак крови, лейкоз, характеризующийся избыточным образованием клеток миелоидного ряда (незрелых форм гранулоцитов) (см. **Лимфолейкоз**).

**Миелома.** От греч. *myel* – *мякоть* и *oma* – *опухоль*. 1. В общем смысле *миелома\** – это опухоль кроветворной ткани, первичные клетки которой имеют костномозговое происхождение. В клинической практике термин используется для обозначения заболевания, характеризующегося злокачественной трансформацией плазматических клеток – клеток, продуцирующих антитела. Различают: *миелому солитарную* – форму болезни, характеризующуюся формированием одного очага разрастания плазматических клеток и *миелому множественную*. Синоним – *рак плазмоцитов*.

2. В клеточных технологиях, применяемых при получении моноклональных антител, *миелома* – линия опухолевых клеток, произошедшая из лимфоцитов. Миеломы способны продуцировать иммуноглобулины (каждая линия свой тип антител).

\*Термин *миелома* впервые был предложен в 1873 г. русским патологом Рустецким.

**Миелома множественная (*multiple myeloma*).** Миеломная болезнь, развивающаяся в виде множественных очагов на “территории” костного мозга. Болезнь рассматривают как злокачественное новообразование костного мозга, часто поражающее скелет от черепа, рёбер и таза до позвоночника. При *множественной миеломе* синтезируются гомогенные иммуноглобулины (Ig) – продукты одного клона трансформированных плазматических клеток (моноклональная гаммапатия). Поэтому у разных пациентов в избытке всегда оказываются разные антитела. Синонимы – *миеломатоз, плазмоцитомы, болезнь Рустецкого, Калера болезнь*.

**Миеломатоз.** От греч. *myel* – *мякоть*, *oma* – *опухоль* и *-osis* – *состояние*. Лейкоз, при котором в периферической крови появляется избыточное количество незрелых предшественников полиморфноядерных лейкоцитов.

**Миелопероксидаза.** От греч. *myel* – *мякоть*. Фермент, содержащийся в клетках иммунной системы – моноцитах и нейтрофилах, принимающих участие в процессах воспаления. Установлено, что миелопероксидаза ответственна за формирование атеросклеротических бляшек, поскольку принимает участие в образовании хлорноватистой кислоты (HClO) и её солей, которые вызывают агрегацию липопротеинов низкой плотности (ЛПН). Агрегаты ЛПН захватываются гладкомышечными клетками сосудистой стенки и клетками эндотелия,

превращающимися в “пенистые клетки”, предшественники атеросклеротических бляшек. Таким образом, воспалительные процессы в стенке сосудов могут быть спусковыми крючками, запускающими процесс развития склероза.

**Миелоциты.** От греч. *myel* – *мякоть* (*myelos* – *костный мозг*) и *kytos* – *клетка*. Коммитированные клетки костного мозга, из которых образуются все формы *гранулоцитов* (зернистых лейкоцитов). Синоним – *предшественники гранулоцитов*.

**Мизиды (мизидные).** От лат. *mysidacea* < греч. *mys* (*mysios*) – *вид морского моллюска* и *eidos* – *сходство, вид*. Группа высших, преимущественно морских ракообразных животных (отряд высших раков, внешне похожих на креветок). Имеют одну пару ногочелюстей. Грудные ноги двуветвистые, а карапакс сращён с тремя грудными сегментами. Глаза стебельчатые, органы равновесия расположены на эндоподитах (уроподах).

**Мизис.** От греч. *mys* (*mysios*) – *вид морского моллюска*. Личиночная (мизидная) стадия постэмбрионального развития у некоторых десятиногих раков (см. **Зоэа**).

**Микобактерии.** От греч. *mykes* – *гриб*. Преимущественно почвенные бактерии, а также *облигатные аэробные* кислотоустойчивые патогенные бациллы, такие как палочка Коха – медленно растущая *Mycobacteria tuberculosis*, вызывающая туберкулёз, и *Mycobacteria leprae* – возбудитель проказы (лепры). Туберкулёзная палочка в клеточной стенке содержит *миколовые кислоты*, *трёхгалозадимиколат* (кордовый фактор), липид *димикоцерат* и несколько белков – антигенов туберкулина (PPD)\*, которые отвечают за развитие реакций гиперчувствительности и участвуют в патогенезе заболевания (см. **Миколовые кислоты, Палочка Коха, Туберкулёз**).

Считается, что для развития нормальной иммунной системы человеку необходим контакт с микобактериями. Если микробов нет (хорошие гигиенические условия жизни ребёнка, к тому же вакцинированного против разных инфекций), его иммунная система находится в состоянии дисбаланса, при котором, та часть иммунной системы, которая зависит от Th2-клеток, приобретает гиперактивность, сопровождающуюся массивным выбросом гистамина и ведущую к развитию аллергий.

\*От англ. *purified protein derivative* – *очищенные производные белки*.

**Микобациллин.** От греч. *mykes* – *гриб* и лат. *bacillus* – *палочка*. Антибиотик, продуцируемый бактериями вида *Bacillus subtilis* (“сенная палочка”).

**Микобионты.** От греч. *mykes* – *гриб* и *biontos* – *живущий*. Группа грибов, живущих в симбиозе с водорослями и образующих лишайники (см. **Фикобионты**).

**Микозы.** От греч. *mykes* (*myketos*) – *гриб* и *-osis* – *состояние*. Инфекции, вызванные грибковыми микроорганизмами. Различают

поверхностные микозы, вызываемые грибами-дерматофитами. К ним относятся, например, дерматомикозы и микоз под названием “стопа атлета”; сюда же входят и системные микозы – инфекции, угрожающие жизни. Они, как правило, возникают у людей иммунокомпromетированных, т. е. с сильно ослабленной иммунной системой. Среди грибковых микроорганизмов есть и первичные патогены, поражающие изначально здоровых индивидуумов, например, *Histoplasma capsulatum*, *Coccidioides immitis* и т. д. Грибы родов *Candida* (вызывающие кандидомикозы), *Aspergillus*, *Fusarium*, *Rhizopus* и др. являются оппортунистическими патогенами (см. **Оппортунистические патогены, Оппортунистические заболевания (инфекции)**).

**Микоиды.** От греч. mykes (myketos) – *гриб* и eidos – *сходство*. Древнейшая группа растительных организмов с гетеротрофным типом питания. К этой линии эволюции относятся бактерии, грибы и слизевики.

**Миколовые кислоты.** Длинноцепочечные (C<sub>78</sub> – C<sub>90</sub>) жирные кислоты, входящие в состав сложных липидов, характерных для клеточной стенки микобактерий (*Mycobacteria tuberculosis*). Отвечают за кислотоустойчивость микроорганизма (см. **Микобактерии**).

**Микология.** От греч. mykes (myketos) – *гриб* и logos – *учение, наука*. Раздел биологии (ботаники), изучающий грибы.

**Микоплазмы.** От лат. (myco)sis < греч. mykes – *гриб* и plasma – *нечто оформленное*. Группа аэробных или факультативно анаэробных, не имеющих истинной клеточной стенки, микроорганизмов семейства *Mycoplasmataceae*. Их клеточная мембрана содержит холестерол, свойственный мембранам эукариот, а не прокариот. Характеризуются самыми маленькими размерами (200–300 нм в диаметре) и геномами (525 (517?) генов насчитали у *Mycoplasma genitalium*). Для клеток микоплазмы, способных к существованию, был искусственно получен наименьший геном, состоящий из 473 генов, из которых 438 – это гены, кодирующие белки, и 35 генов, ответственных за синтез РНК (см. **Минимальный геном**). Клиническое значение имеет *Mycoplasma pneumoniae* – возбудитель атипичной пневмонии (см. **Атипичная пневмония**).

**Микориза.** От греч. mykes – *гриб* и rhiza – *корень*. Симбиотический союз (ассоциация) мицелия гриба с корнем высшего растения (физическое переплетение гифов грибницы с корнями деревьев и трав). Встречается у большинства семенных растений (микориза охватывает больше 70 % корней). С помощью микоризы грибы получают от растений сахара, а сами обеспечивают растения минеральными солями и водой. Микориза может объединять разные растения и разные виды растений, например, микориза полевых трав, обеспечивая перераспределение между ними питательных веществ, способствует выживанию сообщества в целом. Кроме того, через микоризу от повреждённого вредителями или страдающего по другим причинам, например, от недостатка влаги растения, может передаваться сигнал тревоги другим растениям\*, изменяющий их метаболизм

и повышающий способность к выживанию и сопротивлению (в случае атаки вредителей через производство антифидантов) (см. **Антифиданты**). Выделяют три типа микоризы – *эндомикоризу* (эндотрофную), *эктомикоризу* (эктотрофную) и микоризу смешанную, или *экто-эндомикоризу* (экто-эндотрофную микоризу). В случае, когда гифы гриба только окружают корень, не проникая внутрь, микоризу называют *перитрофной*. Синоним – *ризобия*.

\*Даже разных видов, родов и семейств.

**Микотоксины.** От греч. *mykes* (*myketos*) – *гриб* и *toxikon* – *яд*. Токсины, выделяемые споровыми растениями, а также грибами и плесенями, например, такими как *Aspergillus flavus* и *Penicillium rubrum*.

**Микофаги.** От греч. *mykes* – *гриб* и *phagos* – *пожиратель*. Вирусы поражающие грибки. Синоним (встречающийся редко) – *фунгифаги* (от лат. *fungus* – *гриб*).

*Красота живого – это не только то, что мы видим невооруженными глазами. Невидимый для нас микро- и наномир, лежащий за пределами способностей наших глаз, не менее, если не более красив в своей основе, поскольку красота – это неотъемлемая составляющая часть внутренней организации всего живого от тканей и клеток до макромолекул и их комплексов.*

**Микробиология.** От греч. *mikros* – *малый*, *bios* – *жизнь* и *logos* – *учение*. Наука, изучающая микроорганизмы, их свойства, распространение и роль в круговороте веществ в природе. В микробиологии выделяются три важнейшие области её практического применения, без которых невозможна современная жизнь: 1. *Медицинская* (клиническая) *микробиология*, изучающая болезнетворные микроорганизмы и разрабатывающая способы борьбы с ними. 2. *Техническая микробиология* (раздел биотехнологии), связанная с производством продуктов питания, медицинских препаратов и физиологически активных веществ, в том числе ферментов, антибиотиков, витаминов, гормонов и т. д. Эта область микробиологии широко использует генно-инженерные (рекомбинантные) микроорганизмы с новыми заданными свойствами. 3. *Почвенная микробиология*, изучающая роль и функции микроорганизмов в формировании плодородия почв и их оптимального использования с целью сохранения при сельскохозяйственном производстве.

**Микробиом\***. От греч. *mikros* – *малый*, *bios* – *жизнь* и *om* – *совокупность*. 1. Совокупность всех микроорганизмов, населяющих макроорганизм, например, организм человека. Иначе, внутренняя густонаселённая и разнообразная экосистема микроорганизмов (микробное сообщество), прежде всего, флора толстого отдела кишечника, в норме состоящая из тысяч видов бактерий и микроскопических грибов (дрожжей), представляющих собой *полезные микроорганизмы*, синтезирующие витамины, аминокислоты, ферменты и другие

физиологически активные, жизненно важные для макроорганизма-хозяина вещества, а также помогающие пищеварению и расщепляющие токсины. Нормальный *микробиом* создаёт барьер на пути патогенных микроорганизмов (так называемая *колонизационная резистентность*), провоцирует созревание недифференцированных клеток иммунной системы, и участвует в регуляции её активности\*\* (см. **Колонизационная резистентность, Симбионтное бактерионосительство**). Микробиом можно рассматривать как дополнительный жизненно важный *орган* со своими физиологическими функциями, поэтому организм человека – это сверхорганизм, составленный из разнородных частей. (Высказываются даже предположения, что микробы, подталкивая эволюцию, создали человека!) У человека в фекалиях, взятых как у здоровых, так и страдающих воспалительными заболеваниями желудочно-кишечного тракта (ЖКТ), а также морбитным ожирением 124 европейцев, с помощью метагеномного анализа обнаружили, по крайней мере, тысячу видов микроорганизмов. Обнаружено также, что каждый индивид обладает своим уникальным набором\*\*\*, состоящим минимум из 160–200 видов, обитающих в кишечнике (совпадение составляет только по 40 % видов). В другой многоцелевой работе, выполненной американским Консорциумом, объединившем более 200 учёных, в рамках проекта “Микробиом человека”, на основе генетического анализа 5-ти тысяч биологических образцов, взятых из разных мест на теле у 242 здоровых добровольцев, живущих в Хьюстоне и Сент-Луисе, показано, что в организме человека обитает *более 10 тысяч видов микробов*. По видам, населяющим ротовую полость человека (~700 видов), обнаружено 95 % совпадение у разных индивидуумов. Число клеток микроорганизмов, населяющих нашу кожу, слизистые оболочки и кишечник значительно превосходит число клеток самого человеческого организма (~в 100 раз!), а общее число микробных генов в 150 (по другим данным в 360–400) раз больше, чем число наших собственных генов. Суммарная масса микробиома человека оценивается в 2–5 кг (а это десятки и сотни триллионов клеток!). При этом виды *Bacteroides* (например, *Bacteroides fragilis*), *Bifidobacterium* и *Eubacterium*, относящиеся к анаэробам, составляют более 90 % всей фекальной микрофлоры человека. Менее обильно (меньше в 100–1000 раз!), если оценивать количество клеток, приходящихся на 1 г кала, представлены колиформные грамотрицательные бактерии – факультативные аэробы, такие как *Escherichia coli* и различные виды *Enterobacter*. Считается, что все эти виды микроорганизмов влияют на здоровье, продолжительность жизни и на поведение человека (на состояние его психики, на когнитивные способности и гипотетически даже на выбор полового партнёра!). Показано, что реакции на стресс индивидуума зависят от состава его микрофлоры, а некоторые аспекты работы головного мозга продиктованы бактериями кишечника. (Следует отметить, что таким образом микробы приспособливают человека под себя. Отсюда также

следует, что многие болезни (возможно и психические) надо лечить через кишечник, восстанавливая нормальную микрофлору. Уже в арсенале практической медицины для лечения госпитальной диареи, вызванной *Clostridium difficile*, используют так называемую *колонопересадку фекалий*, полученных от здоровых людей.)

Исследование на мышах, проведённое в 2015 г. американскими учёными в Орегоне (журнал “Neuroscience”), показало, что изменение состава микрофлоры, вызванное преобладанием в пище углеводов или, напротив, жиров, приводит к изменению поведения (повышение тревожности) и заметному ухудшению когнитивных способностей (так называемой когнитивной пластичности) у грызунов, выявляемых путём испытаний в тестовом водном лабиринте. Некоторые учёные считают, что бактерии могут выделять вещества, подобные нейротрансмиттерам, возбуждающим сенсорные области мозга, а также вещества, влияющие на иммунную систему, поэтому бактерии могут затрагивать множество функций в организме. В 2016 г. было обнаружено, что один из видов кишечных бактерий, обозначенный как KLE1738, нуждается в гамма-аминомасляной кислоте, выступающей в качестве лимитирующего фактора роста (без неё бактерии в культуре не растут). Отсюда становится ясно, каким образом микробиом может влиять на психическое состояние человека. Наконец, не следует исключать и того важного факта, что все бактерии, живущие в нашем организме, выделяют D-аминокислоты, обладающие нейромедиаторными свойствами (см. **Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК, GABA), Нейромедиаторы**). 2. Понятие “микробиом” применимо также к растениям, у которых обнаружены свои сообщества (субпопуляции) бактерий, населяющих прикорневую почву, а также живущих внутри корней и помогающих растениям получать питательные вещества. Выявлено существование основного микробиома, общего для всех растений, и отдельных субпопуляций бактерий, необходимых растениям в зависимости от типа почвы. Синонимы – *микробиота, нормальная микрофлора, резидентная микрофлора* (см. **Биом, Метагеном, Микробиота**).

\*Термин был предложен американским генетиком, Нобелевским лауреатом 1958 г., Джошуа Ледербергом (Joshua Lederberg). Микробиом следует рассматривать как отдельный, дополнительный и абсолютно необходимый нашему организму орган!

\*\*Бактерии *Bacteroides fragilis*, обитающие в кишечнике, секретируют полисахарид А, который поглощают дендритные клетки кишечника и предьявляют недифференцированным Т-лимфоцитам. В результате возникают регуляторные Т-клетки, снижающие активность компонентов иммунной системы, вызывающих воспаление кишечника. (Кишечник следует рассматривать как главный иммунный орган.)

\*\*\*Различие наблюдается даже у однояйцовых близнецов.

**Микробиота.** От греч. *mikros* – *малый*, *bios* – *жизнь*. 1. Микробное сообщество макроорганизма. 2. Наиболее часто использующийся в настоящее время термин для обозначения совокупной микрофлоры кишечника, который представляет собой своеобразную коммунальную квартиру, для обитания многочисленных “жильцов”, как хороших, так и плохих. Следует отметить, что большинство видов кишечного сообщества микроорганизмов не высеваются, и о них судят только с помощью молекулярно-генетических методов (см. **Бифидобактерии**). Синоним – *микробиом* (см. **Микробиом**).

**Микробные маты.** Толстые, мягкие слоистые структуры, состоящие из нитчатых форм микроорганизмов, которые, как считается, покрывали практически всё океанское дно и входили в состав водных экосистем с момента зарождения жизни (появились около 3,5 млрд. назад). Равномерное строение матов было нарушено вертикальными перемещениями билатеральных животных в начале Кембрия, который длился в период от 542 до 488 млн. лет назад.

**Микробный “пейзаж”.** Условный термин, для обозначения частоты встречаемости различных видов микроорганизмов и их количественных уровней, использующийся для описания микробных популяций, обитающих, например, в кишечнике.

**Микробы.** От греч. *mikros* – *малый* и *bios* – *жизнь*. Микроорганизмы, подразделяющиеся на четыре категории: вирусы, бактерии, протозойные (простейшие одноклеточные организмы) и одноклеточные грибы (включая дрожжи). Две последние категории микробов относятся к эукариотическим организмам.

**Микровиллы.** От греч. *mikros* (лат. *micro*) – *малый* и *villus* – *шерсть*, *ворс*. Ультратонкие микротрубочки ( $\varnothing \sim 500$  нм) светочувствительных клеток в фасеточных глазах у насекомых, образующие рабдом. В стенках микровилл локализуется зрительный пигмент (см. **Омматидий**, **Рабдом**).

**Микроглия.** От греч. *mikros* (лат. *micro*) – *малый* и *glia* – *клей* (*glue*, *glue* – *клейкое вещество*). Иммунные клетки нервной системы, способные к перемещению и обладающие фагоцитарными функциями (иначе, макрофаги ЦНС). Защищают нервную систему от инфекционных агентов, попадающих в кровоток. Способны также уничтожать нервные клетки, генерируя окислительные радикалы (активные формы кислорода, АФК) и цитокины, предшествующие апоптозу нейронов. В экспериментах на мышцах показано, что при физическом повреждении капилляров клетки микроглии окружают повреждённую область и буквально “зачехливают” её за считанные минуты, тем самым, временно восстанавливая функционирование гематоэнцефалического барьера, пока не восстановится повреждённый эндотелий. Возможно, что ненормальная активность клеток микроглии лежит в основе развития нейродегенеративных заболеваний (см. **Рассеянный склероз**, **Спонгиоз**).

Долгое время считалось, что периферические иммунные клетки попадают в ЦНС только при травмах и некоторых заболеваниях головного и спинного мозга, поскольку их проникновению в здоровый мозг препятствует гематоэнцефалический барьер (см. **Гематоэнцефалический барьер**). Возникло даже понятие: “мозг – это иммунопривилегированный орган”, т. е. орган недоступный для иммунной системы. Ещё в 1940-х годах английский зоолог и иммунолог Питер Брайан Медавар (P. B. Medawar, 1915–1987, Нобелевская премия, 1960 г.) показал, что чужеродные ткани, пересаженные в мозг, практически не отторгаются. Считалось также, что присутствие в ЦНС клеток периферической иммунной системы препятствует функционированию нейронов, а их способность вызывать воспаление губительна для мозга. В последние годы становится ясно, что иммунная система постоянно присутствует в здоровой ЦНС, участвуя во многих (даже высших) функциях, осуществляемых головным мозгом, таких как обучение и социальное поведение, а также защищает мозг от стресса. В свою очередь с помощью иммунной системы головной мозг узнаёт о присутствии в теле микроорганизмов, и эта информация влияет на функционирование межнейронных связей и управление ими (показано, что цитокины, выделяемые периферическими иммунными клетками, оказывают прямое воздействие на головной мозг).

**Микроклональные технологии.** Способы выращивания в стерильных условиях в больших масштабах из одной клетки, или из небольших кусочков ткани растений. При этом получают безвирусные высокоурожайные растения (см. **Клон**). Синоним – *микровегетативное размножение*.

**Микронуклеус.** От греч. mikros – *малый* и nucleus – *ядро*. Малое диплоидное ядро (с функцией размножения) у инфузорий. В отличие от макронуклеуса делится только с помощью митоза. Игрет роль своеобразного “депо” наследственной информации, поскольку неактивно или малоактивно метаболически. При половом процессе проходит мейоз с образованием гаплоидных пронуклеусов (см. **Макронуклеус**). Синоним – *генеративное ядро*.

**Микронутриенты.** От греч. mikros – *малый* и лат. nutrio (nutritum) – *кормить, питать*. В структуре питания современного человека не хватает многих микронутриентов (см. **Нутриенты, Минорные биологически активные соединения**).

**Микроокружение.** 1. Пространственно ограниченные участки ткани (так называемые *ниши*), в которых обеспечивается самоподдержание, рост и дифференцировка стволовых клеток (СК). В ткани кроветворного костного мозга микроокружение создаётся стромальными клетками и внеклеточным матриксом, обеспечивающими межклеточные взаимодействия и поставляющими локально действующие факторы роста и дифференцировки. Другими словами, обеспечивающие поступление

к СК различных регуляторных сигналов и индукторов (см. **Ниши стволовых клеток, Стромальные клетки**).

2. Термин также можно использовать для характеристики клеточного состава и типа межклеточного вещества в определённой ткани.

**Микроорганизмы.** От греч. *mikros* – *малый* и *организм*. Этот термин охватывает не только прокариотические одноклеточные организмы, но и применим для эукариотических одноклеточных организмов (дрожжей, грибов, простейших и микроводорослей).

**Микропиле.** От греч. *mikros* – *малый* и *pyle* – *ворота, вход*.  
1. Пыльцевход (отверстие между интегументами) на верхушке семязачатка высших растений, через который при опылении врастает в семязачаток пыльцевая трубка, содержащая спермии. 2. Отверстие (канал) в яйцах насекомых, одетых плотным хорионом, непроницаемым для сперматозоидов, через которое проходят сперматозоиды в процессе оплодотворения. 3. Отверстие в оболочке яйца у ряда животных, через которое проникает сперматозоид.

**Микро-РНК.** От греч. *mikros* – *малый*. Короткие (малые) РНК (mi-R), принимающие участие в регуляции экспрессии генов, а также других процессов и получившие название молекул “генетических регуляторов”. Микро-РНК образуются в результате процессинга “некодирующих РНК” (некодирующих белки, в том числе удалённых интронов); они могут складываться сами на себя, или связываться с комплементарными участками других РНК с образованием пространственно сложных структур с различными свойствами, а также могут взаимодействовать с молекулами ДНК. Некоторые из микро-РНК вовлечены в развитие многих типов рака, а также других заболеваний человека. Обнаружены также семейства микро-РНК, которые специфически захватываются высокопатогенными штаммами вирусов птичьего (H7N7) и свиного (H1N1) гриппа при заражении ими человека и участвуют в жизненном цикле этих вирусов. Их окрестили “помощниками вирусов”. Установлено также, что большая часть микро-РНК-помощников переносится между клетками в микрокапсулах, называемых *экзосомами*. Считается, что появление системы прямой регуляции с помощью РНК (кроме уже существовавшей у прокариот системы белковой регуляции), привело к качественному скачку в эволюции многоклеточных организмов (см. **РНК-интерференция**).

**Микросателлиты.** От греч. *mikros* – *малый* и лат. *satelles* – *провожатый, спутник*. Простые повторы коротких последовательностей в геноме человека, состоящие из коротких повторяющихся единиц, например, (AT)<sub>n</sub> или (AAT)<sub>n</sub> и содержащие от 1 до 13 пар оснований. В человеческих популяциях *микросателлиты* отличаются выраженным полиморфизмом по длине, который выражается термином – *полиморфизм простых повторов*\*. Эти повторы очень важны в генетике популяций человека, поскольку имеют множество аллелей (см. также **Фингерпринтинг (ДНК-фингерпринтинг)**). Увеличение числа

(расширение или экспансия) триплетных повторов: CCG, CTG, GAA, CAG и др. лежит в основе ряда генетических синдромов, таких как атаксия cereбральная, атаксия Фридрейха, миотоническая дистрофия, хорья Хантингтона и др. (см. **Экспансия тринуклеотидных повторов**).

\*От англ. “*simple sequence repeat polymorphisms*” (SSRPs).

**Микросклеры.** От греч. mikros – *малый* и sklera – *твёрдая*. Мелкие скелетные иглы у стеклянных губок. Соответственно крупные иглы называются *макросклерами*.

**Микросомы\*.** От греч. mikros – *малый* и soma – *тело*. Компоненты, образующиеся при гомогенизации клеток. Мембранные шарики диаметром около 0,15 нм. Главным компонентом электронпереносящей системы микросом печени является амфифильный белок цитохром b5, выступающий только на цитоплазматической стороне мембраны. Другой интегральный белок микросомного гидроксилирования – цитохром P450.

\*Название предложил французский биохимик А. Клод (A. Claude, 1946).

**Микроспории (микроспоридии).** От греч. mikros – *малый* и spora – *семя, сев, зачаток*. Внутриклеточные паразиты, могущие поражать нервную и мышечную системы, желудочно-кишечный тракт и вызывать бронхит, пневмонию, нефрит, простатит и энцефалит. Не имеют своих митохондрий и вся их “энергетика” строится за счёт клетки хозяина. До сих пор не решён вопрос, а могут ли комары передавать микроспоридии?

**Микроспорогенез.** От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и genesis – *происхождение*. Процесс образования пыльцы (микроспор).

**Микроспорангии.** От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и angeion – *сосуд*. Органы размножения, образующиеся на микроспорофиллах у разноспоровых, в которых развиваются микроспоры (по четыре в одном *микроспорангии*). На развивающихся из микроспор гаметофитах формируются только *антеридии* (мужские половые органы).

**Микроспорофилл.** От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и phyllon – *лист*. Лист, на котором развиваются только микроспорангии.

**Микроспороциты.** От греч. mikros – *малый*, spora – *семя* и kytos – *клетка*. Материнские клетки пыльцы, из которых в процессе мейоза возникают четыре гаплоидные микроспоры.

**Микростробилы.** От греч. mikros – *малый* и strobilos – *еловая (сосновая) шишка*. Мужские шишки (мужские “цветки”). Состоят из многочисленных тычинок (микроспорофиллов), тесно сдвинутых и расположенных по спирали. Тычинки имеют форму чешуек, на нижней стороне которых расположены по два микроспорангия (пыльцевые мешки), в которых из археспория после редукционного деления формируются микроспоры.

**Микротрубочки.** От греч. mikros – *малый* и трубочка. Важнейший компонент цитоскелета, присутствующий во всех эукариотических клетках и необходимый для образования нитей митотического веретена, ресничек

и жгутиков. Микротрубочки отвечают также за внутриклеточное перемещение различных мембранных везикул (эндоцитозных и экзоцитозных пузырьков, микросом, пероксисом, лизосом и митохондрий), являясь своеобразными “рельсами”, по которым происходит их передвижение внутри клетки. Микротрубочки представляют собой полые цилиндры диаметром 25 нм, состоящие из продольно расположенных тубулиновых *протофиламентов*. Сборка и разборка (удлинение или укорачивание) микротрубочек происходит со стороны плюс-конца (+-конца). Противоположный минус-конец является стабильным, поскольку закрепляется в центросоме. Микротрубочки являются высокодинамичными структурами. Скорость их роста регулируют специализированные кэпирующие белки: APS, CLASP, Clp170 и др. Сборку микротрубочек предотвращают алкалоиды *колхицин* и *колцемид*, *демекольцин*, *винбластин*, *винкристин*, *нокодазол* и противогрибковое средство *гризеофульвин*. Напротив, *таксол* стабилизирует микротрубочки (см. **Протофиламенты, Тубулин**).

**Микротубулы.** От греч. *mikros* – *малый* и лат. *tuba* – *труба* (*tubula* – *трубочка*). Микротрубочки нервных волокон, образованные белком *тубулином*, обеспечивают транспортные функции – перенос различных белков от тела нейрона вдоль волокна к нервным окончаниям и обратно.

**Микрофаги.** От греч. *mikros* – *малый* и *phagos* – *пожирающий*. Второе название *нейтрофилов* – “профессиональных” фагоцитов, к коим относятся и макрофаги.

**Микрофиламенты.** От греч. *mikros* – *малый* и лат. *filamentum* – *тонкая нить*. Цитоскелетные филаменты диаметром 7–9,5 нм, имеющие в клетках вид пучков и спутанных, петлистых сетей. Входят также в состав специальных клеточных компонентов (микроотростков): микроворсинок, филоподий, ленточных соединений эпителиальных клеток и *стереоцилий* чувствительных клеток. Образуют кортикальный слой и пучки в цитоплазме подвижных животных клеток. Наконец, обнаруживаются между полюсами веретена деления и митотическими хромосомами, а также вдоль полосы дробления в телофазе митоза. Основным компонентом микрофиламентов – белок *актин*, декорированный миозиновым фрагментом S-1. Актиновые микрофиламенты обильно представлены в высокоспециализированных мышечных волокнах (см. **Актин**).

**Микрофилярии.** От греч. *mikros* – *малый* и дат. *filum* – *нить*. Подвижные эмбрионы тканевых нематод филярий, поселяющиеся в крови и тканевых жидкостях тела человека и передающиеся через кровососущих мух и комаров (см. **Онхоцеркоз, Филяриоз, Элефантиаз**).

**Микрофлора.** От греч. *mikros* – *малый* и лат. *Flora*\*. В древнеримской мифологии *Flora* – это богиня цветов и весны. Термин означает совокупность микроорганизмов. Например, микрофлора кишечника – совокупность всех видов микроорганизмов, населяющих кишечник.

\*Римская богиня цветения колосьев, цветов и садов (см. **Флора**).

**Микрофлюидика.** От греч. *mikros* – *малый* и *fluidus* – *текущий*. Лабораторная техника прецизионного манипулирования микроскопическими каплями растворов, используемая для минилабораторного анализа различных токсинов, патогенов (вирусов) и их генов с помощью портативных кремниевых чипов.

**Микрохимеризм.** От греч. *mikros* – *малый* и *Chimaira* – *имя мифологического чудовища с головой и шеей льва, туловищем козы и хвостом дракона*. Существование в организме одного человека немногочисленной популяции клеток другого, генетически отличающегося индивида. Естественный микрохимеризм характерен для рожавших женщин, а также гетерозиготных близнецов. Считается, что микрохимеризм – это ключ к иммунологической толерантности. Также считается, что предварительное создание микрохимеризма в организме может позволить пациентам, перенесшим трансплантацию органа, избегать пожизненного применения иммуносупрессантов или снизить их дозу. Однако, с другой стороны, микрохимеризм может быть только следствием уже состоявшегося “признания” организмом чужеродных клеток, а вовсе не его предпосылкой (см. **Химеры**).

**Микроцефалия.** От греч. *mikros* – *малый*, *enkephalos* – *головной мозг* и *-ia* – *условия*. 1. Тяжёлая аномалия внутриутробного развития, связанная с малыми размерами черепа и головного мозга, и резко выраженным слабоумием (размер мозга может уменьшаться на 70 %). Ответственность за патологию несёт ген микроцефалин\* (*microcephalin* или *ASPM*)\*\* , связанный с ростом головного мозга, мутации в котором приводят к развитию микроцефалии. Показано, что этот ген очень быстро эволюционировал с того момента, когда наши далёкие предки отделились от предков шимпанзе. Этот ген относят к набору генов, лежащих в основе человеческой уникальности. Показано также, что самая распространённая группа аллелей гена *микроцефалина* (группа D)\*\*\* появилась в человеческой популяции всего 37 тысяч лет назад и начала дивергировать и быстро распространяться, по-видимому, давая обладателям какие-то важные преимущества.

Следует предположить, что к врождённой микроцефалии, скорее всего, могут приводить мутации в генах, ответственных за эволюционное укрупнение головного мозга у человека, и такими генами могут быть гены, регулирующие пролиферацию клеток-предшественников нейронов в процессе нейрогенеза. 2. Микроцефалия с деформацией мозгового черепа характерна для синдрома частичной трисомии по длинному плечу хромосомы 4 (4q+). 3. Случаи микроцефалии описаны также при заражении беременных женщин вирусом Зика, который поражает плод, приводя к развитию тяжёлой патологии мозга у новорождённых (см. **Вирус Зика (Zika)**).

\*Был открыт у представителей семей с наследственной микроцефалией, при которой растущий мозг замещается спинномозговой жидкостью – ликвором. При этом заболевании наблюдается сходство

с гидроцефалией и анэнцефалией (см. **Гидроцефалия, Синдром Секкеля, Синдром Тауби-Линдера**).

\*\*Исследования случаев микроцефалии показали, что в регуляции размеров головного мозга участвуют также гены *CDK5RAP2*, *CENPJ* и *MCPH1* (см. также **Зоны ускоренного развития у человека**).

\*\*\*От англ. derived – *производный*. В названии отражено предположение, что гены группы D произошли в результате мутаций какого-то древнего варианта гена у *Homo sapiens*. Сейчас мы уже знаем, что популяция *Homo sapiens* получила исходный D-аллель в результате скрещивания с какими-то евразийскими аборигенами уже после выхода из Африки.

**Микроцины\***. От греч. mikros (лат. micro) – *малый*, лат. caedes – *убийство* (cesidi – *убить*). Антибиотические вещества пептидной природы с необычными структурами молекул, продуцируемые бактериями семейства *Enterobacteriaceae* (*Escherichia*). Имеют более широкий спектр действия, чем *колицины* и активны в отношении грамотрицательных бактерий, главным образом, энтеробактерий, включая практически все штаммы *E. coli* и большое количество патогенных видов (*Salmonella*, *Shigella*, *Klebsiella* и др.)\*\*. Известны семь типов микроцинов (А, В\*\*\*, С, D, Е, Н и J), синтез пяти из которых определяется плазмидами. В микроцинах (например, микроцин В17) обнаружили новый тип пространственной организации пептидов с образованием оксазольных и тиазольных колец (гетероциклов), локализованных в основной полипептидной цепи. В то же время микроцин С51 – первый антибиотик нуклеопептидной природы, представляющий собой гептапептид, формилированный по N-концевому метионину. С-концевой аспарагин молекулы микроцина С51 соединён через фосфорамидную связь с аденозинмонофосфатом (АМФ, АМР). Наконец, второй гидроксил фосфатного остатка АМФ образует эфирную связь с 1,3-пропаноламином. Микроцины рассматриваются как перспективные антибактериальные агенты, которые могут быть модифицированы с помощью методов генной инженерии (см. **Бактериоциногенция**).

\*Открыты в 1976 г. испанскими исследователями (Asensio et al., 1976). Название отражает только малые размеры молекул (способность проходить через целлофановые мембраны, пропускающие молекулы до 10 kDa).

\*\*В некоторых случаях активны и против грамположительных бактерий.

\*\*\*Показано, например, что микроцин В17 является ингибитором ДНК-гиразы и отличается от других её известных ингибиторов, таких как кумарины и фторхинолоны.

**Микроцитостом**. От греч. mikros – *малый*, kytos – *клетка* и stoma (stomatosis) – *рот*. Микропоры во внутренней мембране пелликулы у споровиков и внутриклеточных паразитических простейших\*, например,

у кокцидий, образующиеся в виде инвагинаций наружной мембраны. Через них пища поступает внутрь клетки.

\*У паразитических простейших отсутствуют органы движения и клеточный рот.

**Микроциркуляция.** От греч. *mikros* – *малый* и лат. *circulatio* – *кругообращение, круговорот*. Движение крови по мелким сосудам – артериям, артериолам, капиллярам, венулам и мелким венам. Синоним – *гемофорезис* (англ. *hemophoresis*).

**Миксамёбы.** От греч. *míxa* – *слизь* и *amoíbo* – *изменчивая* (см. **Амёба**). Так называются клетки одиночной фазы миксомицетов (слизевиков), например, *Dictyostelium discoideum* (см. **Дискоидин**).

**Микседема.** От лат. *muхedema* – *слизистый отёк*. Заболевание, развивающееся на фоне недостаточности щитовидной железы у взрослых, приводящей к снижению основного обмена на 30–40 % и понижению температуры тела. Возрастает масса тела за счёт накопления жира, а также муцина и альбуминов в межклеточных пространствах и, как следствие этого – повышения онкотического давления и увеличение содержания тканевой жидкости (тяжёлый отёк подкожной ткани). Отсюда возникло и название заболевания.

**Миксобактерии.** От греч. *muха* – *слизь*. Буквально, слизистые бактерии. Бактерии, объединённые (агрегированные) в слизистую массу. Встречаются в почве и навозе. Агрегация у миксобактерий ведёт к дифференцировке клеток и формированию структур, подобных эукариотическим тканям. Показано, что до 80 % изолятов миксобактерий образуют антибиотики и обладают эффектом “*кворум-сенсинга*”, что позволяет им эффективно питаться другими бактериями (см. “**Чувство кворума**”).

**Миксовирусы.** От греч. *muха* – *слизь* и *virus*. Группа вирусов, вызывающих заболевания у позвоночных. Имеют внешнюю оболочку, содержащую липиды и компоненты, происходящие от клетки-хозяина. У большинства миксовирусов поверхность покрыта белковыми выростами, участвующими в адсорбции вируса на клеточной поверхности и его проникновении в клетку. Наиболее характерное свойство некоторых *миксовирусов* – способность вызывать *гемагглютинацию* (см. **Гемагглютинация**). К этой гемагглютинирующей группе относятся вирусы гриппа А, В и С, вирусы эпидемического паротита\* и вирусы ньюкаслской болезни (см. **Вирусы парагриппа, Парамиксовирусы**).

\*Бытовое название заболевания “свинка”.

**Миксоматоз.** От греч. *muха* – *слизь* и *-osis* – *состояние*. Острое вирусное заболевание кроликов. Возбудитель переносится комарами и блохами. Название дано по названию возбудителя болезни. В популяциях с повышенной плотностью распространение инфекции идёт гораздо быстрее. Заболевание используется для борьбы с дикими кроликами при чрезмерном их размножении. Зайцы заболевают миксоматозом редко и только единичные особи. Вирус миксоматоза

*in vitro* способен размножаться на клетках морских свинок, крыс и даже человека, невосприимчивых к этому вирусу, хотя *in vivo* поражает только кроликов. Миксоматоз – это классический пример заболевания, распространение которого зависит от плотности популяции.

**Миксомиозин.** От греч. *муха* – *слизь* и *миозин*. Белок, подобный миозину позвоночных животных, выделенный из миксомицета *Physarum polycephalum*.

**Миксомицеты.** От греч. *муха* – *слизь* и *mykes* (*myketos*) – *гриб*. Слизистые грибы (слизевики). Группа низших грибов с телом в виде многоядерной протоплазмы, способных к передвижению. Встречаются в гниющих растительных остатках, пнях (классические сапрофиты), некоторые паразитируют на растениях. Сочетают в себе признаки грибов и животных\*, проводя часть жизни в виде свободных амёбоидных или жгутиковых клеток. Другую часть жизни проводят в виде многоядерного плазмодия (вегетативного тела\*\* с постоянно меняющейся формой). И, наконец, слизевики способны образовывать самые разнообразные по форме плодовые тела без жёсткой внешней оболочки. Слизевики содержат в своём теле пигменты, позволяющие им различать освещённые и затемнённые места на субстрате.

\*В качестве запасяющего вещества у миксомицетов присутствуют гликоген и липиды.

\*\*Размеры (диаметр) вегетативных тел слизевиков могут варьировать от 1 мм до 1 м и более (так площадь, которую может занимать *Fisarum polycephalum* равна 3 м<sup>2</sup>).

**Миксоспоридии.** От греч. *муха* – *слизь* и *spora* – *семя*. Отряд простейших класса споридий.

**Миксотеста.** От греч. *муха* – *слизь* и лат. *testa* – *черепаха, черепок, кувшин*. Слой ослизняющей паренхимы в коже семян у некоторых цветковых растений.

**Миксотрофия.** От англ. *mix* – *смесь, смешивать*, греч. *trophe* – *питание* и *-ia* – *условия*. 1. Тип питания у бактерий, при котором они используют в определённых условиях смесь субстратов. При *миксотрофном росте* одновременно используются различные метаболические пути. Примером таких бактерий могут быть *хемолитоавтотрофы*. Миксотрофия обычно имеет место при низких концентрациях в среде как органических, так и неорганических субстратов. 2. Способность организмов поддерживать жизнедеятельность как за счёт фотосинтеза, так и за счёт потребления готовых питательных веществ.

**Миксотрофы.** От англ. *mix* – *смешивать* и *trophe* – *питание*. Главным образом планктонные микроорганизмы со смешанным (гибридным) типом питания – автотрофным и гетеротрофным, наиболее эффективно использующие различные нутриенты. К ним можно отнести как растения-охотники, способные поглощать готовую пищу\*, так и фотосинтезирующие животные. Планктонные миксотрофы-протисты

широко распространены во всех районах Мирового океана и непосредственно участвуют, как начальные звенья, в формировании его глобальных пищевых сетей. К тому же они способны выживать в течение длительного периода времени в условиях полной темноты. Экспериментально показано, что автотрофы, помещённые в одну среду с миксотрофами, также переживают периоды длительного затемнения, питаясь веществами, которые им предоставляют миксотрофы и которые они сами в таких условиях не способны синтезировать. Поэтому при глобальных катастрофах на Земле с резким изменением климата и падением солнечной освещённости\*\* миксотрофы могут играть роль амортизаторов, смягчающих негативные последствия в биосфере.

\*Вспомните, болотные растения-хищники – росянку и жирянку.

\*\*Такая ситуация, например, возникла 65 млн. лет назад в результате падения крупного астероида в районе полуострова Юкатан.

**Миксоцель.** От греч. *mix* – *смешанный* и *koilos* – *полость* (целом). Смешанная полость тела у членистоногих, возникающая как результат слияния в процессе эмбрионального развития редуцированного целома с первичной полостью тела (схизоцелем) (см. **Целом**, **Схизоцель**, **Бластоцель**).

**Милиарный.** От лат. *miliarius* – *просяной* < *milium* – *просо*. Буквально, просовидный. Термин, использующийся для обозначения мелких, как просо, множественных структур. Например, множественных мелких воспалительных очагов – *милиарный туберкулёз*, *милиарная пневмония*, а также *милиарный рак*.

**Милдью (мильдью).** От англ. *mildew* – *роса*, где *mild* – *мягкий* и *dew* – *роса*, *плесень* на бумаге (*mould*). Грибковое паразитическое заболевание винограда – ложная мучнистая роса, вызываемое плазмодарой (*Plasmopara viticola*). Заболевание было завезено в Европу из Америки.

**Миллезим.** От фр. *millesime* – “год урожая”. Термин из профессиональной винодельческой лексики. Миллезимные вина – вина, сделанные из винограда одного урожая. Синоним – *винтаж* (*vintage*) (винтажные вина).

**Мимивирусы.** От англ. *mimetic* – *подражательный* (*mimic* – *симулировать*) < лат. *mimis* – *видимый, кажущийся* и *virus*. Самые крупные вирусы, размером с небольшую бактерию, инфицирующие амёб. Несут множество генов, не характерных для вирусов, и встречающихся только у одноклеточных организмов. В 2004 г. был расшифрован геном мимивируса (см. “Древние” вирусы).

**Мимикрия.** От англ. *mimicry* – *подражательность* < греч. *mimikos* – *подражательный* (*mimos* – *подражатель*). Эволюционное приспособление в животном мире – форма камуфляжа, основанная на различных способах подражания одних видов организмов другим видам (обычно менее защищенных организмов одного вида более защищенным представителям другого вида, или даже предметам окружающей среды). Мимикрия проявляется в изменении формы тела, окраски, поведения,

придавая сходство с другими организмами, предметами, а также обеспечивает слияние с окружающей средой\*. Мимикрия направлена на обман не только органов зрения, но и слуха, и обоняния. Другими словами, мимикрия – это особые способы обмана хищников потенциальными жертвами, выдающими себя за другие виды, обычно защищённые, ядовитые и опасные для хищников. В этом случае мимикрия выполняет защитную функцию. В качестве примера можно привести мух-журчалок, маскирующихся под ос или пчёл, вооружённых жалом и ядовитыми железами, которых нет у мух. Более экзотический пример – это пауки-скакуны из семейства *Myrmarachne*, которые неотличимо похожи на муравьёв (см. **Мирмекоморфия**). Различают *мимикрию бейтсовскую*\*\* , когда одни виды строят свою защиту, подражая другим, и *агрессивную мимикрию*, при которой, напротив, хищник стремится походить на безобидный вид (буквально, как волк в овечьей шкуре). Синоним – *камуфляж*.

\*Например, пауки-бокоходы на жёлтом фоне имеют жёлтый цвет, а на белом – белый.

\*\*По имени английского натуралиста Генри Уолтера Бейтса (H. W. Bates, 1825–1892), который в 1861-62 гг. описал это явление и сделал первую попытку научного объяснения причин происхождения мимикрии в природе.

*Увы, наши знания до сих пор подобны редким  
светлячкам, тускло вспыхивающим в океане  
невежества и тьмы.*

**Миндалина.** От греч. amygdale (англ. amygdala) – *миндальный орех*.  
1. Парная симметричная, эволюционно очень древняя структура головного мозга человека, имеющая похожую на орех (миндалевидную) форму, расположенная в обоих полушариях в височной области (внутри височных долей на самом конце гиппокампа с каждой стороны). Миндалина является частью лимбической системы и представляет собой скопления нейронов, участвующих в формировании эмоций, связанных с беспокойством, страхом и гневом, играющих в биологическом смысле защитную роль и помогающих избегать опасных ситуаций (см. **Синдром Урбаха-Вите**). Другими словами, миндалина хранит воспоминания о пережитом страхе\*. В условиях стресса миндалина стимулирует избыточный синтез *эпинефрина* и *дофамина* нейронами ствола мозга, что приводит к ослаблению контролирующего влияния префронтальной зоны коры больших полушарий на поведение и эмоции человека. Хорошо известно, что у детей чувство опасности формируется постепенно по мере накопления негативного опыта. Синоним – *миндалевидное тело*.  
2. Окологлоточные (нёбные) *миндалины* – образования, относящиеся к лимфатической системе. Бытовое название – *гланды*.

\*В экспериментах на крысах показано, что удаление перинейрональной сети вокруг клеток миндалины позволяет запустить новый критический период и отучить животных бояться ранее пугавших их стимулов (см. **Критические периоды, Перинейрональная сеть**).

**Минеры.** От лат. *minere* (*mineo*) – *торчать, выдаваться, выступать*. Особые жизненные формы *меротопов* (см. **Меротопы**).

**Мини-клетка.** От англ. *mini* (*указывает на малый размер*) < лат. *minimus* – *наименьший*. Бактериальная клетка (например, *E. coli*), не имеющая кольцевой ДНК (бактериальной “хромосомы”). Возникает как результат аномального (полярного) деления у мутантов по локусу *minB*, когда клеточное деление происходит не посередине клетки, а у того или иного её полюса, так что образуется одна удлинённая клетка, содержащая весь генетический материал, и одна сферическая мини-клетка, не имеющая ДНК.

**Мини-пиги.** От лат. *minimus* – *наименьший* и англ. *pig* – *свинья*. Порода миниатюрных свиней, взрослые особи которой имеет массу не больше 25 кг. Мини-пигам свойственен ряд сложных заболеваний, характерных для человека, например, таких как атеросклероз сосудов и ишемическая болезнь сердца (недостаточность кровоснабжения сердечной мышцы, возникающая вследствие сужения просвета коронарных артерий). Кроме того, свиньи являются носителями опасных штаммов вируса гриппа. Помимо малых размеров животных, обеспечивающих удобства их содержания, долгая селекция породы привела к генетической однородности особей\*, что имеет значение для воспроизводства научных результатов. На основании явного “физиологического сходства” с человеком мини-пиги считаются идеальной моделью для медицинских и фармакологических исследований, а в перспективе рассматриваются и как источник органов для ксенотрансплантации. В 2012 г. учёными Пекинского геномного института (BGI) в сотрудничестве с коллегами из Дании был расшифрован геном китайской миниатюрной свиньи Wuzhishan. Геномный анализ показал, что у человека и свиньи существуют 20 326 общих генов (84 % гомологии геномов), многие из которых могут служить мишенями для создания новых терапевтических препаратов. В то же время, несмотря на гомологию, некоторые гены свиньи имеют существенные отличия от генов человека.

\*К тому же, в процессе селекции мини-пиги утратили определённый тип свиного эндогенного ретровируса (“porcine endogenous retrovirus”, PER), опасного для человека.

**Минисателлиты\*.** От англ. *mini* (*указывает на малый размер*) и лат. *satelles* – *проводимый, спутник*. Повторы более длинных элементов (14–500 пар оснований). Вместе с *микросателлитами* занимают примерно 3 % генома человека и отличаются ярко выраженным полиморфизмом по длине, что привлекло к ним внимание как к маркерам, пригодным при построении генетических карт. Эта сателлитная ДНК также очень

важна в генетике человеческих популяций, манифестирующих выраженные этнические различия в гипервариабельных участках генома\*\*. Показано, что вариации минисателлитов опосредуются через ген PRDM9, активирующий “горячие точки рекомбинации” и несущий в себе собственный минисателлит. Отсюда следует, что ген PRDM9 управляет собственной изменчивостью, контролируя собственную эволюцию, и может служить ключом к эволюции всего генома человека (см. “Горячая точка рекомбинации”, **Рекомбинация**).

\*Впервые были обнаружены в 1980 г. совершенно случайно при сравнении генов миоглобина человека и тюленя английскими учёными из Университета Лестера сэром Алеком Джеффрисом (Sir Alec Jeffreys) и Вики Уилсоном (Vicky Wilson).

\*\*На самом деле учёные ещё не уверены в том, что обнаруженные различия между геномами, принадлежащими представителям разных этнических групп, являются истинными, а не отражением индивидуальных вариаций. В то же время такая гипервариабельная ДНК послужила Алеку Джеффрису основой для разработки в 1984 г. метода “генной дактилоскопии” (“ДНК-дактилоскопии”), широко используемого в настоящее время в криминалистике\*\*\*.

\*\*\*Ещё до полного секвенирования генома человека с появлением метода *полимеразной цепной реакции* (ПЦР) ДНК-диагностика использовалась для раскрытия преступлений на сексуальной почве (метод “генетических отпечатков пальцев”, или *фингерпринтинга*), но в постгеномную эру превратилась в самый надёжный способ доказательства преступных действий. Достаточно одного волоска или “перхотинки” преступника, оставленных на месте преступления, чтобы с помощью метода ПЦР и специально подобранных праймеров многократно умножить маркёрные участки ДНК с последующим их анализом, вплоть до прямого секвенирования. Сравнение полученных результатов с анализом ДНК подозреваемых даёт однозначный ответ о причастности к преступлению или отсутствию таковой (см. **Фингерпринтинг (ДНК-фингерпринтинг)**).

**Мини-хромосома.** От англ. *mini* (*указывает на малый размер*). Нуклеосомная форма кольцевой ДНК, например, вируса SV40.

**Минорные биологически активные соединения.** От итал. *minore* (фр. *mineur*) – *меньший*. Пищевые компоненты, присутствующие в микроколичествах, и играющие роль экзогенных регуляторов метаболизма. Включают через специальные рецепторные системы синтез ферментов первой и второй фаз метаболизма *ксенобиотиков* (чужеродных токсических соединений), и потому играют защитную роль, предохраняя клетки от повреждений. К минорным соединениям относятся индолы, флавоноиды и изофлавоны (группа природных полифенолов), которые содержатся в интенсивно окрашенных ягодах и фруктах\* (см. **Антиоксиданты, Фитонутриенты**).

\*Ряд данных, полученных на мышах, показывают, что полифенолы (в частности, порошок из черники, добавленный в пищу мышей) стимулируют “взрослый нейрогенез” в гиппокампе, повышая уровень нейротрофического фактора (см. **Нейрогенез**).

**Минорные компоненты.** От итал. *minore* (фр. *mineur*) – *меньший*. Под этим термином подразумевают метаболические продукты, которые могут образовываться из трансгенных белков под действием нормальных ферментов и оказывать негативное влияние на организм человека (см. **Трансгенные организмы**).

**Минус-цепь ДНК.** Одноцепочечная ДНК, комплементарная одиночной плюс-цепи РНК ((+)-цепь РНК), составляющей геном ретровируса.

**Миобласты.** От греч. *mys* (*myos*) – *мышца* и *blast* (*blastos*) – *росток, побег*. Клетки-предшественники волокон поперечнополосатых мышц, агрегация которых приводит к появлению многоядерного мышечного волокна.

**Миоглобин.** От греч. *myos* (*mys*) – *мышца* и глобин. Мышечный гемоглобин, резервирующий кислород в мышцах, как у позвоночных, так и у беспозвоночных животных. По структуре похож на гемоглобин, но состоит лишь из одной полипептидной цепи\*. Поскольку в составе миоглобина находится гем, мышцы, содержащие его, окрашены в красный цвет (“медленные” мышцы), в отличие от “быстрых” белых мышц.

\*Третичную структуру молекулы миоглобина методом рентгеноструктурного анализа расшифровал в 1957 г. английский биохимик Джон Коудерн Кендрию (J. C. Kendrew), получивший совместно с М. Перуцем в 1962 г. Нобелевскую премию.

**Миодистрофия.** От греч. *myo* (*mys*) – *мышца*, *dis* – частица отрицания, обозначающая нарушение или утрату чего-либо и *trophe* – *питание*. Мышечная дистрофия (слабость) различного генеза, приводящая к разрушению мышечных волокон.

**Миодистрофия Беккера\***. Мышечная дистрофия, обусловленная мутациями в гене белка *дистрофина*, не нарушающими рамку считывания. Клинически проявляется позже, и в менее тяжёлой форме, чем миодистрофия Дюшенна (см. **Миодистрофия Дюшенна, Варьирующая экспрессивность**).

\*Впервые заболевание описал в 1955 г. немецкий невропатолог и генетик Петер Эмиль Беккер (Peter Emil Becker, 1908–2000).

**Миодистрофия Дюшенна\* (Duchenne’s disease).** Летальное рецессивное X-сцепленное заболевание мальчиков\*\* (встречается с частотой 1:5000 новорождённых), клинически проявляющееся прогрессирующей деградацией мышц и, соответственно, мышечной слабостью (вплоть до прекращения функций диафрагмы). Максимальная продолжительность жизни при этом заболевании составляет всего 27 лет. Миодистрофия вызывается мутациями в гене крупного мышечного белка *дистрофина*, приводящими к сдвигу рамки считывания или к появлению

стоп-кодона. Заболевание также может быть связано с делециями в гене белка дистрофина, что приводит к потере внутренних областей гена\*\*\* (см. **Дистрофин, Миодистрофия Беккера, Табес**). У женщин, несущих дефектный ген, вырабатывается до 50 % нормального количества белка, что вполне достаточно для функционирования произвольной мускулатуры. Обусловлено это строением мышечных волокон, содержащих множество ядер в результате слияния отдельных мышечных клеток в процессе образования мышечных волокон. Лечение заболевания остаётся проблемным и проводится исключительно методами генной терапии. Считается, что для достижения терапевтического эффекта необходима успешная трансфекция не менее 20 % всех мышечных волокон тела, включая не только скелетную мускулатуру, но также волокна диафрагмы и, главное, сердца.

\*Впервые заболевание описал в 1849 г. французский невропатолог Гийом Дюшенн (Guillaume Benjamin Amand Duchenne, 1806–1875).

\*\*Очень редко миодистрофия Дюшенна поражает и женщин в результате не только наличия у них мутантного гена дистрофина, но и случайности процесса лайонизации в раннем онтогенезе, “выключающего” X-хромосому, несущую нормальный ген (см. **Лайонизация, X-инактивация**).

\*\*\*Мутирующий при миодистрофии Дюшенна ген был выявлен в 1987 г. Описаны также мутации в гене, приводящие к аномальному сплайсингу первичной РНК, транскрибированной с дефектного гена дистрофина.

**Миозины.** От греч. *mys* (*mys*) – *мышца* и *protein* – *белок*. Группа фибриллярных сократительных белков, представленных 18 семействами. Миозины входят в состав миофибрилл мышечных волокон, где образуют толстые биполярные филаменты саркомеров. Существуют также различные неммышечные миозины с разнообразными клеточными функциями\*, способные или неспособные к олигомеризации. Миозин поперечно-полосатой (произвольной) мускулатуры, а также сердечной мышцы представляет собой асимметричный гексамер с молекулярной массой 460 kDa, включающий две тяжёлые цепи (по 200 kDa) и четыре лёгкие (15–27 kDa) (см. **Меромиозины**). Эти комплексы собираются в толстые биполярные филаменты саркомеров. Миозиновые белки содержат три структурных домена: *хвостовой* (С-концевой участок), *регуляторный* (плечо рычага, с которым связываются лёгкие цепи) и *моторный* (N-концевой участок). Например, в миозине II различают вытянутую фибриллярную часть, состоящую из двух закрученных друг на друга  $\alpha$ -спиралей (хвостовой и регуляторный домены), и глобулярные “головки” (моторные домены), находящиеся на одном конце каждой из спиралей. Эта концевая часть молекулы миозина представляет собой миозиновую АТФазу, содержащую сайт связывания нуклеотидов (АТФ, АДФ-Ф или АДФ), и несущую *актиновую щель*, способную связываться с актиновыми филаментами (F-актином). Функционирование миозинов

осуществляется согласно механохимическому принципу, в основе которого лежит конформационный поворот плеча рычага, сопряжённый с гидролизом АТФ (**рабочий ход**, генерирующий усилие за счёт механохимического цикла).

Интересно добавить, что одно из доказательств исхода человечества из Африки (“out of Africa”) служит мутация в гене тяжёлой цепи одного из миозинов (короткое плечо 17 хромосомы, 17p13), присутствующая у всех современных неафриканцев.

**\*Миозины входят в состав микрофиламентов (но не филаментов)\*\*** немышечных клеток, обеспечивающих транслокацию их внутренних компонентов (органелл и транспортных везикул) или самих клеток, а также в состав стресс-фибрилл.

**\*\*Такие филаменты обнаружены лишь в клетках некоторых амёб.**

**Миозит.** От греч. *mys* (*mys*) – *мышца* и окончания “ит”, указывающего на воспаление. Общее название воспалительных процессов в скелетных мышцах.

**Миоинозит.** От греч. *mys* (*mys*) – *мышца* и *inos*, где *inos* – *мускул, волокно*. Шестиатомный циклический спирт (полиспирт).

**Миокардиодистрофия.** От греч. *mys* (*mys*) – *мышца*, *kardia* – *сердце*, *dys* (лат. *dis*) – *расстройство, нарушение*, *trophe* – *питание* и *-ia* – *условия*. Поражение сердечной мышцы, затрагивающее обменные процессы, вследствие ряда заболеваний. Синоним – *кардиомиодистрофия*.

**Миокард.** От греч. *mys* (*mys*) – *мышца* и *kardia* – *сердце*. Мышца сердца. Состоит из мышечных волокон – цепочки кардиомиоцитов (клеток миокарда), соединённых “конец в конец” *вставочными дисками* и заключённых в общую *саркоплазматическую оболочку* (основную мембрану). Относится к возбудимым тканям и отвечает на надпороговые стимулы (импульсы) генерацией потенциалов действия, которые проводит без декремента (см. **Декремент**). Миокард ведёт себя как функциональный синцитий, благодаря чему сердце подчиняется закону “*всё или ничего*”, т. е. на пороговое раздражение оно отвечает сокращением всех волокон. Если стимул подпороговый, то миокард не реагирует совсем. Миокард отличается от скелетных мышц тем, что работает в режиме сокращения-расслабления в течение длительного времени (за 80 лет сердце перекачивает  $\sim 230 \times 10^6$  литров крови), а его энергетика обеспечивается только за счёт процессов аэробного окисления. Сердце – исключительно аэробный орган, вот почему даже временная нехватка кислорода (ишемия, возникающая при коронарном тромбозе, атеросклерозе и даже при коронарном спазме) в определённом участке миокарда приводит к его инфаркту. В сердечной мышце значительно больше митохондрий, чем в красных скелетных волокнах. Основной энергетический субстрат сердца, используемый для синтеза АТФ, – это свободные жирные кислоты и в меньшей степени глюкоза крови и кетоновые тела (в сердце очень небольшие запасы фосфокреатина).

**Миокардит.** От греч. *myos* – *мышца*, *kardia* – *сердце* и “ит” (указывает на *воспаление*). Воспаление сердечной мышцы, например, как следствие ревматоидного процесса.

**Миоклонус.** От греч. *mys* (*myos*) – *мышца* и *klonos* – *движение*. Редкое неврологическое заболевание человека, характеризующееся резким непроизвольным сокращением скелетных мышц (клоническими судорогами).

**Миология.** От греч. *myos* (*mys*) – *мышца* и *logos* – *слово* (наука). Раздел анатомии, изучающий мышцы.

**Миома.** От греч. *myos* (*mys*) – *мышца* и *oma* – *вздутие, опухоль*. Доброкачественная опухоль мышечной ткани, например, *миома* матки (см. **Лейомиома, Фибромиома**).

**Мионемы.** От греч. *myos* (*mys*) – *мышца* и *nema* – *нить*. Сократительные белковые нити – специализированные сенсорно-эффекторные органеллы цитоплазмы у одноклеточных.

**Миопия.** От греч. *myopia* < *myops* – *близорукий*. Близорукость. 1. Аномалия рефракции (рефракция миопическая – миопия, возникающая вследствие чрезмерной кривизны роговицы). 2. Удлинение глазного яблока, приводящее к фокусированию пучка света перед сетчаткой. Коррекция изображения осуществляется с помощью двояковогнутых линз.

**Миорелаксанты.** От греч. *myos* (*mys*) – *мышца* и лат. *relaxare* – *расслабляться*. Вещества, блокирующие передачу возбуждения в нервно-мышечных синапсах скелетной мускулатуры, снижающие её тонус и активность (см. **Наркоз**).

**Миостатин.** От греч. *myos* (*mys*) – *мышца*, *statos* – *стоящий* и *protein* – *белок*. Регуляторный фактор (белок), останавливающий в норме рост мышц. Противоположными эффектами обладают стероидные соединения анаболики (см. **Анаболики**). Получены мясные породы крупного рогатого скота с “выключенным” геном миостатина, обладающие гигантской мышечной массой, например, бельгийский голубой бык (см. **Соматотропный гормон**).

**Миотония.** От греч. *myos* (*mys*) – *мышца* и *tonos* – *напряжение, натяжение* (англ. *stretching, tension*). Заболевание, проявляющееся затруднением расслабления скелетных мышц после сильного сокращения.

**Миотония конгенитальная.** От греч. *myos* – *мышца*, *tonos* – *напряжение, натяжение* и англ. *congenital* – *врождённый*. Наследственная миотония, проявляющаяся тоническим спазмом мышц, возникающим при попытке произвольного движения. Другое название – *болезнь Томсена*.

**Миотоническая дистрофия.** От греч. *myos* – *мышца*, *tonos* – *напряжение, натяжение*. Заболевание, обусловленное наличием в 3'-нетранслируемом (некодирующем) районе (3'-UTR) гена, кодирующего протеинкиназу, и локализованного в 19-ой хромосоме, тринуклеотидного мотива (триплета) CTG, повторённого сотни и даже тысячи (до 3000) раз. Такое увеличение числа триплетных повторов негативно влияет на процессинг пре-мРНК и блокирует трансляцию

соответствующего белка (см. **Миотония**, **Динамические мутации**, **Экспансия тринуклеотидных повторов**, **Информосомы**). Синонимы – *атрофическая миотония*, *дистрофия Россолимо-Куршмана-Штейннерта-Баттена\**.

\*Заболевание впервые описал в 1901 г. знаменитый русский невропатолог Григорий Иванович Россолимо (1860–1928), а в 1909 г. немецкие врачи Ганс Куршман и Ганс Штейннерт, а также английский педиатр Фридерик Баттен независимо друг от друга подробно охарактеризовали клиническую картину болезни.

**Миоциты.** От греч. *mys* (*mys*) – *мышца* и *kytos* – *клетка*. Мышечные клетки.

**Мирацидии.** От греч. *mirakidion* – *мальчик*. Личинки трематод (шистосом), обладающие ресничками. Выводятся из яиц в пресной воде и проникают в промежуточных хозяев – улиток (моллюсков), где размножаются (стадия спороцисты), производя свободноплавающих церкарий, способных проникать через кожу (пенетрация кожи) человека, вызывая шистосомоз.

**Мирмекология.** От греч. *myrmex* (*myrmegki*)\* – *муравей* и *logos* – *учение*. Раздел зоологии, изучающий муравьёв.

\*В поэме Овидия “Метаморфозы” рассказывается миф о людях, заселявших остров Эгину, бывших раньше муравьями и называвшихся *мирмидонянами*.

**Мирмекоморфия.** От греч. *myrmex* – *муравей*, *morphe* – *форма* и *-ia* – *условия*. Широко распространённый способ мимикрии, основанный на внешнем сходстве с муравьями. Так среди пауков, обитающих в тропических областях земного шара, известно более 200 видов семейства *Mymarachne*, подражающих муравьям, например, пауки-скакуны, подражающие наиболее агрессивным видам муравьёв (см. **Мимикрия**).

**Мирмекохория.** От греч. *myrmex* – *муравей* и *choreo* – *продвигаюсь*. Способ распространения диаспор некоторых растений с помощью муравьёв (см. **Элайосомы**). Растения *мирмекохоры* наиболее часто произрастают в нижних ярусах широколиственных лесов.

**Мирметиды.** От греч. *myrmex* – *муравей* и *eidos* – *сходство, вид*. Круглые черви, паразитирующие на муравьях (семейство *Mermitidae*). У заражённых муравьёв, называемых *мермитэргатами*, развиваются характерные отличительные признаки, по которым они представляют собой своеобразные *интеркасты*, т. е. промежуточные формы между разными *стазами* (кастами) (см. **Стазы**).

**Мисмэтчи.** От англ. *mismatch* – *ошибка спаривания*, где *miss* – *промах, осечка* и *match* – *ровня, пара*. Ошибки спаривания (локальные нарушения), возникающие во время репликации, в результате которых вместо комплементарной пары нуклеотидов (А–Т или С–G) в дочернюю цепь включаются несоответствующие нуклеотиды. Другими словами, *мисмэтчи* – это некомплемментарные пары оснований в двунитевой ДНК (см. **Система мисмэтч-репарации**).

**Миссенс-мутации.** От англ. *miss* – *промах, осечка* и лат. *sensus* – *смысл*. Точковые мутации, вызывающие изменение смысла кодона и, следовательно, приводящие к замене в белке одной аминокислоты на другую. Другими словами, мутации, приводящие к альтернативному прочтению одного из кодонов\*. Классический пример миссенс-мутации – замена А на Т в 6-м кодоне β-глобинового гена при серповидно-клеточной анемии, в результате которой заряженная глутаминовая кислота замещается на нейтральный валин. Точковые мутации могут также менять число сайтов рестрикции (см. также **Динамические мутации, Нонсенс-мутации**). Синоним – *несинонимичные мутации*.

\*Вырожденный характер кода приводит к тому, что не всякая мутация в кодоне приводит к замене аминокислоты (см. **Мутации молчание**). Кроме того, не всякая замена аминокислоты отражается на функциональной активности белка.

**Миссенс-супрессор.** От англ. *miss* – *промах, осечка* и лат. *suppressus* – *подавление*. Ген тРНК, несущий мутацию, переключающую тРНК на узнавание кодона с миссенс-мутацией. В результате мутантная тРНК супрессирует эффект миссенс-мутации, и в белке, кодируемом мутантным геном, восстанавливается нормальная последовательность аминокислот.

**Митогены.** От греч. *mitos* – *нити* и *genan* – *порождать*. Факторы различной природы, стимулирующие пролиферацию клеток (митогенез). К ним относятся: 1. Факторы роста белковой (пептидной) природы. 2. Растительные белки-лектины, например, фитогемагглютинин, конканавалины А и М, стимулирующие пролиферацию Т-клеток. Пролиферацию В-клеток могут стимулировать бактериальные липополисахариды и митоген лакноса.

*Благодаря делению клеток, Жизнь приобрела бессмертие.*

**Митоз\*.** От греч. *mitos* (μίτος) – *нити*. Стадия клеточного цикла, во время которой хромосомы становятся видимыми как отдельные компактные структуры, разделяющиеся на две равные группы, расходящиеся в дочерние клетки. Митоз – это процесс непрямого деления эукариотических клеток. Общеизвестно, что митоз является самым древним способом клеточного размножения у всех эукариотов и представляет собой строго упорядоченный процесс, в ходе которого хромосомы, реплицировавшиеся перед митозом (состоящие из двух хроматид), разделяются и расходятся таким образом, что в каждой дочерней (сестринской) клетке оказывается генетический материал, идентичный материалу родительской клетки. Митоз состоит из нескольких групп событий, кульминацией которых является *метафаза*, когда митотический аппарат полностью сформирован, а хромосомы выстраиваются по экватору клетки, образуя так называемую *метафазную пластинку*. Отсюда, согласно высказыванию крупнейшего в своё время знатока клетки Дэвида Мэзия (1963 г.), следует “*оглянуться назад, чтобы*

посмотреть вперёд”. Митоз начинается с *профазы*, характеризующейся конденсацией хромосом и образованием веретена деления. Затем следует *прометафаза*, в которой происходит расхождение центросом к полюсам и начало перемещения хромосом (так называемый *метакинез*), заканчивающийся формированием метафазной пластинки. После метафазы следует *анафаза* – движение хромосом к полюсам клетки и, наконец, *телофаза* – деление клетки и формирование двух дочерних ядер. Продолжительность митоза в соматических клетках млекопитающих (например, у мыши) обычно составляет в среднем около 1 часа. Напротив, митоз в дробящихся зиготах значительно короче. У дрозофилы он протекает всего за 9 минут (см. **Ортомитоз, Плевромитоз, Амитоз**). Синонимы – *кариокинез* и *непрямое деление*. Иногда митоз рассматривают как два несхожих между собой процесса. Первый – *кариокинез*, в ходе которого реплицированные хромосомы распределяются по двум дочерним ядрам. При втором процессе, называемом *цитокинезом*, происходит разделение цитоплазмы с образованием двух дочерних клеток.

\*Термин был введён в научную практику в 1882 г. немецким учёным-микроскопистом Вальтером Флемингом (W. Flemming, 1843–1905) (в английской литературе его называют Уолтером) и вытеснил предложенный ранее Шлейхером термин *кариокинез*. Основанием для замены термина послужила обращающая на себя внимание вытянутая (нитевидная) форма хромосом, образующихся при делении ядра (см. **Кариокинез, Ядро**).

**Митомицин С.** От *митоз* и *mykes* – *грибок*. Антибиотик, взаимодействующий с ДНК (образует поперечные сшивки в ДНК, останавливающие репликативную вилку) и вызывающий гибель как микробных, так и клеток животных. Особенностью этого антибиотика является то, что, проникая в клетку, он переходит под воздействием ферментов в восстановленную (гидрохиноновую) форму и лишь затем реагирует с ДНК. Используется при химиотерапии опухолей. Антибиотик обладает высокой токсичностью.

Близким аналогом *митомицина С* является *порфирамицин*.

**Митоптоз\*.** От *митохондрия* и греч. *ptosis* – *опадание*. Механизм самоликвидации митохондрий. Предохраняет клетку в норме от дефектных митохондрий, производящих избыточное количество токсичных активных форм кислорода (АФК).

\*Термин был предложен акад. В. П. Скулачёвым по аналогии с термином *апоптоз клетки*.

**Митостатики.** От греч. *mitos* – *нити* (митоз) и *statos* – *стоящий*. Вещества, связывающиеся с белковыми субъединицами микротрубочек и препятствующие их полимеризации (останавливающие митоз, блокирующие деление клетки в метафазе в результате дезинтеграции митотического аппарата). К ним относятся: колхицин, колцемид (колхамин) – алкалоиды из безвременника (*Colchicum*), а также винбластин

(винколейкобластин) и винкрестин – алкалоиды из барвинка (*Vinca*) (см. **Гризеофульвин**). Синоним – *митотические яды*.

**Митотические яды.** От греч. mitos – *нити* (митоз). Токсические вещества, поражающие ахроматические структуры клетки (нарушающие функции митотического веретена – *веретена деления*) и действующие, главным образом, во время метафазы путём подавления SH-групп в белках. Эти “яды веретена” могут поражать и другие компоненты клеток, построенные путём полимеризации и молекулярной ориентации мономеров. К таким ядам относится, например, *колхицин* (см. **Колхицин**). Такой же конечный эффект на митотическую клетку оказывают аминоптерин, соли кадмия, мышьяковистой кислоты, хлорацетофенон, йодацетамид, уретан и другие вещества, взаимодействующие с SH-группами.

**Митотический аппарат.** Совокупность ахроматинового аппарата и прикрепленных к нитям митотического веретена хромосом (см. **Ахроматическая фигура**).

**Митохондриальный ретикулум.** От греч. mitos – *нити*, chondros – *зёрнышко, крупинка* и reticulum – *сеточка, корзинка из сетки*. Сложная митохондриальная система или сеть, представленная гигантской разветвлённой митохондрией. Игруют роль своеобразного “электрического кабеля”, в котором электрохимический протонный градиент распределён равномерно по всей поверхности внутренней мембраны. Такие митохондрии встречаются, например, у хлореллы (*Chlorella*).

**Митохондрии\***. От греч. mitos – *нити* и chondros – *зёрнышко, крупинка*. Сложные мембранные органоиды (пласты), присутствующие во всех аэробных клетках эукариот (животных и растительных клетках). В различных клетках насчитывается от десятков до тысяч митохондрий, а у крупных простейших – до 500 тысяч\*\* (см. **Хондриом**). В настоящее время считается доказанной эндосимбиотическая гипотеза происхождения митохондрий от аэробных представителей *Proteobacteria* (см. **Альфа-протеобактерии**). Митохондрии – это “энергетические фабрики” клетки, играющие роль метаболического центра клетки – места синтеза аденозинтрифосфата (АТФ) и места протекания *анаэробных* реакций (см. **Анаэробные реакции (анаэробные метаболиты)**). Митохондрии обладают собственным геномом\*\*\* (своими кольцевыми нуклеоидами, аналогичными бактериальным), гены в котором не содержат интронов. Точный размер мтДНК у человека – 16569 п.н. (~16,5 кб), и в каждой клетке в среднем встречается 8 тыс. копий таких кольцевых молекул. Только митохондриальному геному свойственна разнонаправленность и асинхронность репликации, а также очень высокие темпы мутирования. Свои особенности также имеют процессы транскрипции и трансляции в митохондриях. Кроме того, митохондриальная ДНК млекопитающих имеет уникальный генетический код, в котором UGA кодирует триптофан, AUA – метионин, а AGA и AGG являются терминирующими кодонами. В митохондриях происходит

окисление субстратов, сопряжённое с синтезом макроэргических соединений (АТФ). Внутренняя мембрана митохондрий образует *кристи*, на которых располагаются четыре внутримембранных электронпереносящих комплекса (I, II, III и IV), образующих цепь электронного транспорта (ЦЭТ), сопряжённого с аппаратом окислительного фосфорилирования (АОФ). Синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата осуществляет комплекс, содержащий АТФ-синтетазу (АТФ-синтазу), иногда обозначаемый как комплекс V. Комплексы дыхательной цепи I, III и IV действуют как протонные помпы, перекачивая ионы водорода ( $H^+$ ) из матрикса в межмембранное пространство за счёт энергии электронов, переходящих с одного комплекса на другой. Связующими звеньями между комплексами I и III является *убихинон*, а между комплексами III и IV – *цитохром C*. Комплекс II представляет собой сукцинатдегидрогеназу. Большинство белков (более 70), обеспечивающих процесс ОФ, кодируются ядерным геномом и только 13 – митохондриальным геномом, который также кодирует всего 22 типа тРНК\*\*\*\* и два типа рРНК, участвующих в синтезе белка *in situ* (см. **In situ**). Отсюда возникает вопрос, а почему эволюция сохранила часть генов в митохондриях, когда большая часть белков кодируется ядерным геномом? Точного ответа на этот вопрос ещё нет, но есть данные, указывающие на то, что существует определённая необходимость в сохранении автономных генов, управляющих энергетическими процессами в этом изолированном отсеке.

Репродуктивно митохондрии передаются только по материнской линии. После оплодотворения яйцеклетки отцовские митохондрии, меченные убиквитином, в норме “разбираются зиготой на запчасти”. Намного проще обстоит дело у оболочников *Ascidia nigra*, сперматозоид у которых имеет только одну большую кольцевидную митохондрию, окружающую ядро. Когда сперматозоид соприкасается с оболочкой яйцеклетки, перед проникновением через хорион, он отбрасывает свою митохондрию, и только затем завершает оплодотворение (см. **Сперматозоиды**). Таким образом, утрата отцовских митохондрий – единый принцип организации генома зиготы, сложившийся на ранних этапах эволюции многоклеточных организмов.

Расшифровка генома человека позволила обнаружить в ядерном геноме 211 фрагментов генома митохондрий. Предполагают, что это, во-первых, способствовало эволюции вида человека, поскольку у разных этнических групп обнаружены свои специфические фрагменты (наборы нуклеотидов) ДНК митохондрий и, во-вторых, интеграция фрагментов ДНК митохондрий в ядерную ДНК могла привести к “поражению” генов, препятствующих развитию опухолей.

\*Первооткрывателями митохондрий считаются немецкие цитологи Флемминг (W. Flemming, 1882), описавший в животных клетках нитевидные структуры (он назвал их “fila”) и Альтман (R. Altmann, 1890, 1893), обнаруживший гранулы, похожие на бактерий (он называл

их “пластосомами” или “биобластами”). Название “*митохондрия*” ввёл немецкий гистолог Бенда (С. Benda, 1897). Существовали также не прижившиеся названия “хондриоконты” (мелкие палочки), “хондриомиты”, “хондриосомы” и “сферопласты”, если речь шла о растительных клетках. В настоящее время этот термин имеет иное наполнение (см. **Сферопласты**). Первые электронные микрофотографии митохондрий были сделаны в 1952 г. американским биологом румынского происхождения Джорджем Эмилем Паладом (Palade, 1952, 1953), получившем в 1974 г. Нобелевскую премию совместно с бельгийскими биохимиками Кристианом Рене Де Дювом (С. De Duve) (см. **Лизосомы**) и Альбером Клодом (А. Claude), разработавшем методику дифференциального центрифугирования. В 1946 г. Клод также установил, что клеточное дыхание протекает в митохондриях.

**\*\***Митохондрии отсутствуют у ряда паразитических простейших, получающих энергию за счёт процесса брожения, и в зрелых эритроцитах млекопитающих, также использующих гликолиз.

**\*\*\***Исследование митохондриальной ДНК у женщин показало, что она берёт начало от некой прародительницы, получившей название “Митохондриальная Ева”, и жившей около 143 тысяч лет назад (по новым данным около 200 тысяч лет; следует также отметить, что это не очень корректный эпитет) (см. **Митохондрионный (митохондриальный) геном человека**). Интересно также отметить, что китайцы не имеют ничего общего с “Митохондриальной Евой”. Митохондриальная ДНК архаичного человека из Денисовой пещеры (“денисовский человек”) отличается от мтДНК современного человека по 385 нуклеотидам, в то время как мтДНК неандертальцев только по 202 нуклеотидам (Nature, 24 марта 2010 г.).

**\*\*\*\***Процесс трансляции в митохондриях подчиняется модифицированному “правилу качания кодонов”.

Американские учёные Хоффман и Григ в 1958 г. обнаружили у больных-сердечников митохондрии в ядрах *кардиомиоцитов*. Интересно, что и у алкоголиков митохондрии перемещаются в ядра.

**Митохондриальный (митохондрионный) геном человека\***. Представлен кольцевой “хромосомой” (хромосомой М, или мтДНК). В каждой митохондрии находится от 2 до 10 копий мтДНК, каждая из которых длиной 16569 пар нуклеотидов и включает 13 генов, не имеющих интронов (см. **Митохондрии**). Синоним – *митохондриальный геном человека*.

\*Передаётся потомкам только по материнской линии (см. **Сперматозоиды**). ДНК митохондрий не подвержена рекомбинации и наследуется как единый блок (гаплотип). Это свойство мтДНК позволило реконструировать генеалогию митохондриальных последовательностей у человека и прийти к заключению, что всё современное человечество имеет минимальное число предков по женской линии, скорее всего, близких по родству (в крайнем варианте даже всего одну *прапраматерь*,

жившую 143 тысячи лет назад)\*\*. Отсюда следует, что гены первозданное расовой принадлежности, и каждый из нас является генетическим носителем истории всего человечества. В то же время, нас не могут не удивлять и поражать библейские представления о ветхозаветной прародительнице человечества Еве (или Лилит?). Как творцы Библии могли догадаться или знать об истинных путях происхождения человечества?

\*\*Наиболее обоснованное статистическое исследование, проведенное в 2010 г. профессором статистики Университета Райса (Rice University, Техас) Мареким Киммелем (Marek Kimmel) и его польскими коллегами из Института информатики Силезского технологического Университета показало, что прародительница современных людей жила около 200 тысяч лет назад, и, скорее всего, в Африке.

**Митридатизм.** От имени знаменитого понтийского царя Митридата Эвпатора (132–63 гг. до н. э.). Термин применяется для обозначения устойчивости организма к высокотоксичным веществам, сформированной путём длительного их приёма с постепенным увеличением дозы. Митридатизм наиболее часто отмечается для снотворных и наркотических веществ\* (см. **Офидиотоксины**).

\*Английский писатель Томас Де Куинси (Квинси) (De Quincey T., 1785–1859) в своей “Исповеди англичанина опиомана” писал, что в кульминационной фазе его карьеры опиомана ежедневная норма опия составляла восемь тысяч капель, что означает обычную больничную дозу для 320 больных.

**Мицелий.** От греч. *mykes* – *гриб*. Грибница, состоящая из тонких, обильно ветвящихся нитей – гиф. Мицелий – это таллом грибов. Из мицелия образуются плодовые тела, в быту называемые грибами (см. **Плектенхима**).

**Мицеллы.** От позднелат. *micella* < *mīsa* – *крошка, крупинка, крупница*.  
1. Отдельная частица коллоидной системы с жидкой дисперсионной средой. Понятие “мицеллы” было предложено немецким цитологом Карлом Негели в 1864 г., который выдвинул спорную концепцию, направившую клеточную биологию (цитологию) в русло коллоидной химии (представления интересны только с исторической точки зрения).

2. *Мицеллы* – это маленькие кластеры амфифильных соединений, представляющие собой молекулярные структуры, у которых полярные группы ориентированы в воду, а гидрофобные хвосты внутрь кластера. Например, мицеллы формируются при растворении в воде детергентов (см. **Детергенты**).

**Мицетом.** От греч. *mykes* (*mykētos*) – *гриб* и *oma* – *вздутие*. Вместилище симбионтов у насекомых, формируемое *мицетоцитами* на ранних стадиях эмбриогенеза (см. **Мицетоциты**).

**Мицетома.** От греч. *mykes* – *гриб* и *oma* – *вздутие*. Специальный орган у постельных клопов, в котором развиваются симбиотические

бактерии, поставляющие витамины\*, усиливающие плодовитость самок. В экспериментах с применением антибиотиков показано, что в отсутствие мицетомной микрофлоры самки менее плодовиты, а добавление витаминов группы В в кровяную диету восстанавливает репродуктивную способность самок.

\*Важнейшим для размножения является тиамин (витамин В<sub>1</sub>).

**Мицетоциты.** От греч. *mykes* (*mykētos*) – *гриб* и *kytos* – *клетка*. Грибы-симбионты внутренних органов у некоторых насекомых (например, овариол у самок пухоеда *Lyreurus*).

**Мишер Иоганн Фридрих (Friedrich Miescher, 1844–1895).** Швейцарский врач (по образованию) и химик, работая в Тюбингенском университете (Tübingen, Германия), которым руководил тогда немецкий физиолог и химик Феликс Гоппе-Зайлер (1825–1895), выделил в 1868–1869 гг\* из ядер клеток гноя человека не растворяющееся в *пепсине* и содержащее в большом количестве фосфор вещество, которое он назвал *нуклеином* (от лат. *nucleus* (*nux*) – *ядро, косточка плода*). Позднее (1874 г.) Мишер выделил нуклеин из сперматозоидов (молок) лосося\*\*, изучил его элементарный состав (результат Мишера C<sub>29</sub>H<sub>49</sub>N<sub>9</sub>P<sub>3</sub>O<sub>22</sub>) и установил, что нуклеин имеет кислотные свойства. Ученик Мишера Рихард Альтман (1852–1900) в 1889 г. переименовал нуклеин в *нуклеиновую кислоту*. Позднее немецкий биохимик Альбрехт Коссель\*\*\* обнаружил в нуклеиновых кислотах кольцевые соединения пиримидины, которые он назвал *тимин* и *цитозин* и пурины, названные *аденином* и *гуанином* (см. **Гистоны, Нуклеин, Нуклеиновые кислоты, Протамины**).

\*По настоянию Гоппе-Зайлера публикация вышла только после повторных проверок в 1871 г.

\*\*Молоки были удобны тем, что почти половина сухого их веса приходится на нуклеин. После Мишера многие исследователи стали искать нуклеин в составе ядер самых разных организмов и вскоре появилась работа немецкого биолога Рихарда Гертвига (Hertwig R.) “К единой точке зрения на различные формы ядер”, в которой было сделано обобщение: ядра клеток животных, растений и протистов обязательно содержат нуклеин.

\*\*\*Немецкий биохимик Коссель (Kossel A., 1853–1927) получил Нобелевскую премию в 1910 г. за работы по изучению гистонов, протаминов, нуклеиновых кислот и нуклеопротеинов.

**М-клетки.** Специальные клетки, находящиеся в составе эпителия слизистой оболочки кишечника (авангардная часть иммунной системы, играющая роль барьера на пути проникновения в организм патогенных агентов), распознающие чужеродные антигенные белки и доставляющие их к лимфоцитам Пейеровых бляшек (см. **Пейеровы бляшки**).

**Мнемотропные препараты.** От греч. *mneme* – *память* и *tropos* – *поворот, изменение направления*. Препараты, улучшающие память. Образно, “таблетки памяти” – интеллектуальный допинг для ленивых

и нерадивых (см. **Ампакины**). Разработка таких препаратов интенсивно ведётся во многих странах, поскольку очевидна коммерческая выгода. Эти же препараты могут быть при соответствующем применении и “таблетками забвения”, необходимыми, например, при лечении посттравматического синдрома. Уже сейчас, пока ещё препараты не поступили в продажу, необходимо обсуждать этические проблемы и дилеммы их применения.

**Мобильные генетические элементы (МГЭ).** От лат. *mobilis* – *подвижный*. Последовательности ДНК, способные к перемещению внутри генома. У человека выделяют 4 типа МГЭ: 1. Длинные рассеянные (диспергированные) по всему геному элементы (5–8 тысяч пар оснований, > 100 000 копий, занимают 21% генома). Содержат внутренний промотор для РНК-полимеразы II и две открытые рамки считывания для ревертазы и эндонуклеазы (см. **Элементы-LINE**). 2. Короткие рассеянные элементы (100–300 пар оснований, 1,5 миллиона копий, 13% генома). Имеют промотор для РНК-полимеразы III (см. **Элементы-SINE**). Короткие рассеянные элементы встречаются в основном в районах, обогащённых ГЦ-парами, а длинные – АТ-парами. 3. Ретропозоны (занимают 8% генома) (см. **Ретротранспозоны**). 4. Обычные транспозоны (3% генома) (см. **Транспозоны**). Результат активности МГЭ хорошо изучен на примере геномов риса и кукурузы, которые сходны по первичной последовательности, в то время как сами растения сильно различаются. Известно, что культурные растения произошли от диких видов. Различия связаны с геномными перестройками. Прослежен процесс доместикации риса. Оказалось, что он связан с тем, что те же самые гены располагаются в разных местах генома, и их перемещения обусловлены мобильными генетическими элементами, которые могут захватывать гены и перемещать их по геному, что отражается на фенотипических различиях. Таким образом, эволюция геномов связана с МГЭ. Синонимы – *подвижные генетические элементы, мобильные диспергированные гены* (МДГ).

**Мобильные генетические элементы прокариот (МГЭП).** Последовательности ДНК, способные к перемещениям по геному путём реализации механизма “вырезания-вставки”. Существует три типа МГЭП: 1. *IS-элементы* (аббревиатура от англ. insertion sequences – *вставочные последовательности*). 2. Транспозоны. 3. Некоторые бактериофаги, например, умеренный бактериофаг *Ми* у *E. coli*. МГЭП минимально содержат гены, необходимые для мобилизации и инсерции элемента в новый участок хромосомы, например, ген *транспозазы* (см. **Транспозоны, Транспозаза, Плазмиды**).

**Модификация ДНК (РНК).** От позднелат. *modificatio* – *видоизменение*. Любое изменение структуры нуклеотидов, вносимые после синтеза полинуклеотидной цепи.

**Модификационная изменчивость (модификации).** От позднелат. *modificatio* – *видоизменение* < *modus* – *мера, размер, способ* и *facio* (*facies*) – *наружность, внешность, форма*. Отсюда следует, что *модификация* –

это видоизменение, преобразование формы, появление новых свойств, а в биологии – *ненаследственные изменения* фенотипа, зависящие от условий окружающей среды. *Модификациями называют фенотипические различия, у генотипически одинаковых организмов, обусловленные внешними факторами.* Главная особенность модификационной изменчивости, отличающая её от мутационной изменчивости, – это вполне определённая направленность и ненаследуемость\*.

\*Классический хрестоматийный пример ненаследуемости. За 4000 лет (примерно 160 поколений) существования в культуре евреев обряда обрезания (*циркумцизии*), он не привёл к появлению у еврейских мальчиков укороченной крайней плоти.

**Модулон.** От лат. *modulus* – *мерка, мера* и греч. *оп* (*om*) – *множество*. Регуляторная система у прокариот более высокого порядка, чем *оперон* и *регулон*. Под модулоном понимают группу *оперонов* или *регулонов*, каждый из которых регулируется не только своим регуляторным белком, но и общим регулятором (модулон – это двухуровневая система регуляции). Другими словами, опероны, связанные общей конечной целью, сгруппированы в модулоны. Можно также сказать, что модулон – это название, которое дают генам вторичного метаболизма, локализованным в бактериальной хромосоме или плазмиде, и расположенным в виде одновременно регулируемых кластеров. Экспрессия этих генов зависит от концентрации питательных веществ, индукторов, продуктов метаболизма или определённых ионов металлов, от которых в совокупности, в свою очередь, зависит скорость роста микроорганизмов (см. **Оперон, Регулон, Стимулон**).

**Модулятор.** От лат. *modulator* – *соблюдающий ритм* (о певце) < *modulatio* – *размеренность*. Молекула, способная соединиться с областью рецептора, удалённой от активного центра, и изменять конформацию молекулы рецептора. Поэтому такие вещества также называются *аллостерическими регуляторами*.

**Модуляция.** От лат. *modulatio* – *соразмерность, размеренность*.  
1. Обратимое изменение активности ферментов в результате не ковалентного взаимодействия с небольшими по размеру *молекулами-эффекторами*. Эффекторы в большинстве случаев представляют собой промежуточные метаболиты и могут быть *изостерическими* (сходными в химическом отношении с субстратом), и потому способными связываться с каталитическим центром фермента, подавляя его активность. При этом субстрат и эффектор конкурируют за молекулу фермента (явление называется *конкурентное торможение*). Модуляция может происходить и путём изменения конформации фермента за счёт присоединения *аллостерических-эффекторов* (активаторов или ингибиторов) (см. **Аллостерическая регуляция**).  
2. Интернализация опухолевыми клетками поверхностных антигенов (“очистка” клеточной

поверхности), благодаря которой они выходят из-под контроля иммунной системы организма (см. **Опухолевые антигены**).

**Модус.** От лат. *modus* – *мера, способ, образ*. Разновидность, способ реализации чего-нибудь. Например, выражение *modus vivendi* (лат. “*modus vivendi*” – *образ жизни, способ существования*) отражает жизненное поведение, в биологическом смысле в значительной степени определяющее состояние здоровья человека.

**Мозаик.** От фр. *mosaïque* < итал. *mosaico* – *пёстрая смесь разнородных частей* (образовано от лат. *musivum* – “*посвящённое музам*”). Организм, в составе которого находятся клетки иного происхождения (чужеродные клетки с другим геномом). Своеобразными мозаиками становятся женщины после родов, поскольку в их организме персистируют клетки плода. Синоним – *мозаичный организм*.

**Мозаицизм.** От фр. *mosaïque* < итал. *mosaico* – *пёстрая смесь разнородных частей* (образовано от лат. *musivum* – “*посвящённое музам*”).

1. Нарушения распределения хромосом в ходе митоза, происходящие в раннем эмбриогенезе и приводящие к образованию соматических клеток с изменённым хромосомным набором. В результате возникает *организм-мозаик*. Сглаженные формы синдрома Дауна обусловлены мозаицизмом диплоидного и триплоидного наборов по 21-ой хромосоме в клетках больного человека.

2. Мозаицизм может быть также обусловлен *эффектом положения гена*, в результате чего наблюдается неоднородный фенотипический эффект, обусловленный подавлением экспрессии гена под влиянием близости гетерохроматина.

**Мозаичные гены.** От фр. *mosaïque* < итал. *mosaico* – *пёстрая смесь разнородных частей*. Название, данное большинству генов высших организмов, которые содержат кодирующие последовательности (экзоны), разделённые некодирующими интронами (см. **Экзоны, Интроны**).

**Мозаичный фенотип.** От фр. *mosaïque* < итал. *mosaico* – *пёстрая смесь разнородных частей*. 1. Фенотип, формирующийся в соматических клетках в результате мутаций, происходящих в ходе развития организма. Синоним – *мозаицизм фенотипа*. 2. Мозаичность – наличие в одном организме (органе) генетически различающихся клеток или особенностей и черт.

**Мозг головной.** От греч. *enkephalon* (*en-kephalon*) – буквально, *то, что находится в голове*. Головной мозг человека представляет собой парный орган, состоящий на 60 % из липидов (относительно сухой массы), который, обладая невероятной гетерогенностью, является самым казуистически сложным из всех известных “устройств” (Koch C., Laurent G. *Complexity and nervous sistem*, Science. 1999), которое английский физиолог Уорд Холстед назвал “*повозкой, на которой едет всё*” (см. также **Комиссура, Мозолистое тело**). Он управляет всем сложнейшим “хозяйством” под названием организм, включая не только физиологические функции и всевозможные движения тела в пространстве,

но и его разнообразные психические функции, чувства, а также когнитивные функции, мышление, память, речь, творчество и тем, что называют личностным континуумом. Мозг – это “Царь в голове” (см. книгу Элхонона Голдберга “*Управляющий мозг, лобные доли, лидерство и цивилизация*”. М.: Смысл, 2003), порождающий и поощряющий лень и создающий зону комфорта. Это орган адаптации и приспособления к постоянно изменяющимся условиям внешней среды, который, к тому же, не только отражает, но и дорисовывает картины реальности. Традиционная точка зрения на мозг рассматривает его как орган выживания и адаптации высших организмов\* и, особенно, человека. Считается, что стремление выжить определяет стратегию поведения организмов, обеспечиваемую мозгом. Всё то, что отбирается организмом в качестве полезного, мозг фиксирует как награду, и в этом заключается поразительный дар эволюции. Несмотря на сложность и специализацию анатомической структуры мозга, каждая его область многофункциональна и при “сбое” в одном участке, другие области могут взять на себя его функции. Отличительное свойство мозга человека от мозга других животных – способность генерировать язык, который по Ноаму Хомскому буквально имманентно встроен в наш мозг (в мозг буквально “вшиты” языковые алгоритмы, применяемые всеми людьми автоматически)\*\*). Одновременно мозг является материальной базой одарённости (талантов) и всех известных способностей человека (или их отсутствия). Наиболее сильные различия между отдельными людьми заключаются именно в тонкой организации (архитектонике) и функционировании мозга, однако, при этом у всех людей, в независимости от пола, возраста или расы, практически одинаковая генетическая карта активности мозга в разных его областях!

По современным воззрениям мозг человека развивался в результате конфликта между теми, кто хотел подчинять себе других и теми, кто не хотел подчиняться. В процессе онтогенеза мозг окончательно формируется только к 12-ти годам, увеличиваясь в 4 раза от рождения до взросления, но *не за счёт увеличения числа нейронов, а за счёт числа и ветвления дендритов и процесса миелинизации* (см. **Гирификация**). (Следует отметить, что мозг человека созревает много медленнее, чем, например, мозг макаки; трёхмесячный детёныш макаки много сообразительнее, чем ребёнок такого же возраста.) Около 20 % нейронов мозга в норме регенерируют, в то же время с возрастом ежегодно может безвозвратно теряться до 30 г массы мозга. Форма мозга уникальна для каждого человека и скрыта от глаз, пока человек жив. Процесс эмбрионального морфогенеза мозга связан с потерей до 65% образующихся нейронов. Мозг человека содержит примерно 100 (150?) млрд. нейронов\*\*\*, подразделяющихся на тысячи типов и образующих между собой в совокупности более 100 трлн. связей (синапсов), в результате чего возникает сложнейшая трёхмерная нейронная сеть с множеством петель обратной связи, постоянно изменяющаяся в процессе

жизни по мере приобретения нового опыта и обучения. “Монтаж” нервных цепей обеспечивается белками адгезии, такими как *кадхерины*, согласно механизмам реализации так называемого *адгезивного кода*. Мозг работает по сетевому принципу, поэтому делить его на части, вычлняя главные или наиболее важные, нельзя, поскольку мозг функционально един (кроме того, для значительной части коры головного мозга характерна удивительная гистологическая однородность). Следует подчеркнуть, что сложность мозга создаётся не числом клеток, которое в принципе ограничено, а характером межнейронных связей.

*“Мозг функционирует как массивная параллельная сеть, где основным элементом кода является момент синхронизации разных клеток с их опытом, в результате чего и возникает то субъективное ощущение, мысль или действие, которые занимают в этот миг театр сознания, поле нашего внимания”.*

Академик К. В. Анохин.

Головной мозг не только ребёнка, но и взрослого человека чрезвычайно пластичен. Он устроен таким образом, что информация, поступающая в него извне, изменяет его структуру (думается, что изменения касаются, прежде всего, характера экспрессии генов), хотя сам мозг кодируется *высококонсервативным* геномом. Пластичность мозга подтверждается уже тем фактом, что он всегда приспосабливается к тому или иному языку, буквально, оккупирующему его как вирус. Он также всегда перестраивается в процессе приобретения новых умений и навыков. Уже хорошо известно, что *новизна* и *неожиданность*, *новая информация* (как говорят нейрофизиологи, *содержательное общение*) – это главные инструменты развития мозга, именно они изменяют на эпигенетическом уровне работу генов в нейронах коры в процессе обучения. Существует необъяснимый парадокс – качество и количество информации, поступающей в мозг в одних и тех же условиях, полностью зависит от воспринимающего субъекта; при этом мозг не только отражает, но и постоянно достраивает, исправляет и улучшает внешнюю картину мира, создавая новые смыслы и образы. В коре головного мозга человека находится 14–16 млрд. нейронов (см. **Мозжечок**), а его масса составляет в среднем около 1400 г., что на 50 % больше, чем масса мозга большого шимпанзе (в то же время масса тела человека в среднем только на 20 % больше массы тела шимпанзе). Такие сильно выраженные различия сформировались всего за ~6 млн. лет после начала *дивергенции* (расхождения) двух видов гоминид. Если сравнивать различные виды приматов и человека, то легко прийти к выводу, что размер головного мозга – не только показатель интеллекта, но и главный орган эволюционного развития. В коре головного мозга обнаружено примерно 50 функциональных зон и ещё 150 в его подкорковых структурах. Различными методами сканирования мозга показано, что у людей одного

пола коэффициент IQ тем выше, чем больше объём мозга\*\*\*\*. С энергетической точки зрения головной мозг самый “дорогостоящий” орган, поскольку при интенсивной умственной деятельности на него, составляющего всего 2 % от общей массы тела, расходуется ~20–25 % энергии, получаемой организмом (в состоянии покоя ~10 %). Соответственно мозг потребляет ~20 % получаемого организмом кислорода. Однако, головной мозг чрезвычайно привередлив, поскольку нейроны в качестве источника энергии используют только глюкозу! (Вот почему выраженная гипогликемия так губительна для мозга.) Из клеток мозга лишь астроциты могут окислять свободные жирные кислоты. Только при длительном голодании и полном истощении организма мозг может окислять  $\beta$ -гидроксибутират ( $\beta$ -оксималяная кислота из группы *кетоновых тел*).

Обнаружено, что интенсивность развития мозга и, соответственно, его конечные размеры зависят от функционирования гена, кодирующего белок *перицентрин* (см. **Перицентрин, Плюрипотентные клетки, Микроцефалия**). Генетический анализ показал, что число вновь приобретённых в процессе эволюции генов на один нейрон головного мозга человека больше, чем на один нейрон мозга шимпанзе. Кроме того, в мозгу взрослого человека содержится значительно больше копий *мобильных генетических LI-элементов*, чем в печени и сердце, что обусловлено адаптацией нервной системы к постоянно меняющемуся окружающему миру, а также обучением индивидуума в течение всей жизни. В 2006 г. было обнаружено, что в геноме человека присутствуют 212 копий гена MGC8902, который экспрессируется только в нейронах головного мозга и кодирует белок DUF1220 с неизвестными пока функциями. В то же время в геноме шимпанзе обнаружено всего 37 копий этого гена, а в геномах мыши и крысы – только по одной копии. Отсюда было сделано предположение, что ген MGC8902 может участвовать в эволюционных изменениях мозга у человека. Предполагают также, что за формирование более сложной нейронной сети и, соответственно, более сложной структуры человеческого мозга ответственна так называемая *расширенная транскрипция* генома человека (см. **A-II редактирование, Синдром Секкеля**). В клетках мозга экспрессируется свыше 12 (?) тысяч генов; при этом, несмотря на уникальность каждого человека, распределение транскрипционной активности генов в одинаковых структурах мозга у разных людей имеет выраженное сходство. Оказалось также, что характер активности генов в правом и левом полушариях показывает почти полную зеркальность (см. также **Клетка**). Поскольку в головном мозгу человека обнаружены половые особенности функциональной активности и строения его различных областей, долгое время считалось, что мозг может быть относительно мужским или женским. Показано, что мужской мозг за счёт предпочтительного развития ассоциативных зон содержит больше

нейронов\*\*\*\*\*, чем женский, но у женщин нейроны формируют больше синапсов. Эти различия, скорее всего, возникли эволюционно, поскольку биологическое предназначение женских особей заключается в сохранении наследия, а мужских – в завоевании среды и поиске различных новшеств (это так называемая *пилотная функция* мозга\*\*\*\*\*) (см. **Асимметрия мозга, “Зоны молчания”**). Однако в настоящее время, благодаря исследователям из Тель-Авивского университета\*\*\*\*\*, учёные склонны считать, что мозг человека скорее “мозаичен” и очень вариабелен, и в нём могут присутствовать те или иные черты, вне зависимости от пола. Другими словами, черты, для которых найдены половые различия, могут перекрываться у мужчин и женщин. Оказалось, что от 23 до 53 % исследованных мозгов (в зависимости от того, какой набор данных анализировали) содержали выраженные черты обоих полов. Обнаружены также определённые отличия в величине и структурах головного мозга у представителей различных рас. В целом размер мозга больше у европеоидов. Отличается и характер функционирования различных областей мозга. В ближайшее время мы, скорее всего, поймём механизмы функционирования мозга, но вряд ли сможем понять, как он произошёл. *Принципиально человеческий организм устроен очень просто – это искривлённая по морфологии трубка, у которой есть входное и выходное отверстия. И странно, что вся история эволюции была направлена только на то, чтобы приделать к переднему концу трубки головной мозг.*

Мозг также можно рассматривать как нейроэндокринный орган, вырабатывающий огромное число различных регуляторных факторов, главным образом, пептидной природы. Эта функция мозга выражена уже на ранних этапах развития эмбриона, а сигналы выделяются в кровь и узнаются различными органами на периферии, например, развивающимися гонадами. Наконец, последнее замечание – гематоэнцефалический барьер, защищающий мозг от внутренней среды организма, формируется только на 2-ой неделе после рождения ребёнка, а основная масса информации поступает в мозг через глаза (человек – преимущественно “существо зрительное”), но самый короткий вход в мозг лежит через нос. Если говорить о предпочтениях головного мозга, то ему очень нравятся кофеин и никотин, и *не нравится алкоголь!* (см. **Геминейрин**).

(Следует отметить, что архитектура головного мозга имеет сходное строение у всех обладающих им организмов – от акулы до человека; везде мы находим одни и те же его части – передний, средний и ромбовидный мозг. Мало того, его “строят” те же гены, которые уже есть у ланцетника.)

В рамках европейского проекта “Human Brain Project” на основе мозга неврологически и психически здоровой при жизни 65-летней женщины международной группой нейробиологов создан точнейший трёхмерный атлас головного мозга человека, названный Big Brain. Этот атлас, построенный на микроскопической визуализации и сложном анализе с помощью суперкомпьютеров 7400 тончайших (тоньше волоса)

срезов мозга, показывает пространственную организацию нейронов головного мозга с точностью до 20 мкм. В то же время американские учёные из Института мозга Пола Алена в Сиэтле (Paul Allen Institute for Brain Science) также создали атлас, но только с меньшим разрешением, который содержит и карты экспрессии генов с подробными аннотациями.

\*В 2007 г. были опубликованы результаты картирования генов мыши, работающих в её головном мозгу; оказалось, что они составляют более 80 % всех генов животного. Мозг человека в тысячи раз сложнее, чем мышинный, но базовые элементы одни и те же.

\*\*Аврам Ноам Хомский (Chomsky, р. 1928) – американский лингвист, философ, профессор МТИ (Калифорния).

Интереснейший вопрос, когда в процессе эволюции у человека появились языковые способности, позволяющие создавать на основе ограниченного набора средств (базового набора инструкций, или так называемой генеративной грамматики) “дискретную бесконечность” речевых предложений (по Ноаму Хомскому)? Скорее всего язык возник тогда, когда сформировался мозг той гисто-анатомической структуры, которая характерна именно для людей. Остаётся только датировать появление головного мозга с такой структурой.

\*\*\*На каждом из которых оканчивается до 30 тысяч синапсов. Следует отметить, что число клеток глии, в окружении которых лежат нейроны, минимум в 10 раз больше. Отсюда глию в настоящее время образно называют “тёмной материей мозга”. Хорошо известно, что у Эйнштейна клеток глии было значительно больше, чем у обычного человека, при среднем числе нейронов. Каждый из нейронов коры головного мозга формирует от 100 тысяч до 1 млн. связей с другими нейронами, из которых каждые сутки разрушается и воссоздаётся вновь несколько новых синапсов при непосредственном участии клеток глии. Кроме того, глия формирует гематоэнцефалический барьер – своеобразный чехол из клеток глии, изолирующий нейроны от кровеносных сосудов (см. Глия). Гематоэнцефалический барьер отсутствует только в гипоталамусе, в так называемой области нейроциркуляции.

\*\*\*\*Мозг дельфина на 300 г. больше, чем у человека. В то же время самый большой человеческий мозг был зарегистрирован у клинического идиота (мозг выдающегося немецкого математика и физика К. Ф. Гаусса (1777–1855) весил 2,4 кг, а мозг И. С. Тургенева (1818–1883) – 2, 012 кг). И всё же следует отметить, что интеллектуальная продуктивность человеческого мозга напрямую не зависит от его массы. Например, мозг французского писателя и интеллектуала Анатоля Франса (Франсуа Тибо, 1844–1924) имел объём всего 1017 см<sup>3</sup>, т. е. был на треть меньше, чем у среднего человека. Небольшим был мозг и французского математика Эвариста Галуа (1811–1832). Показано, что значительное влияние на уровень интеллекта оказывают андрогены (ретроспективный анализ показал, что талантливые люди, как правило, сексуально очень активны) (см. следующую сноску). Следует также отметить, что от количества

нейронов, содержащихся в головном мозгу, в значительной степени зависит устойчивость и надёжность организма, поскольку при старении их количество значительно уменьшается.

Как показывают сравнительные исследования, размеры мозга современных людей постоянно уменьшаются (происходит миниатюризация органа управления, подобно той, которая наблюдается в электотехнике?). Уже известно, что за последние 200 тысяч лет размеры головного мозга человека уменьшились на 10 %. Есть только одно предположение, объясняющее этот феномен, и лежит оно в рамках гипотезы “самоодомашнивания человека” (подобную картину мы наблюдаем у домашних животных); в то же время масса тела у современного человека растёт (тело больше, мозг меньше!).

\*\*\*\*\*В процессе дифференцировки мозга высокий уровень тестикулярных гормонов (андрогенов) обеспечивает *нейропротекторную* функцию. Считается, что у выдающихся женщин эта функция выполнялась в виде отклонения от нормы, что отражено в известном афоризме: “закончились гормоны и кончились стихи”. Следует также отметить, что на женский мозг ложатся дополнительные очень сложные функции – беременность, деторождение и выхаживание потомства.

\*\*\*\*\*От англ. pilot – *пробный, экспериментальный*.

\*\*\*\*\*Провели анализ МРТ-изображений более 1,4 тысячи мозгов мужчин и женщин.

**“Мозговой Рубикон”.** Объём головного мозга, с которым связано становление человека. Оценивается в 700–800 см<sup>3</sup>. Средний объём мозга современного человека 1500 см<sup>3</sup> (масса 1380 г).

**Мозжечок.** Буквально, “малый мозг” (составляет всего 10 % от массы головного мозга). Располагается позади и сверху над стволом головного мозга и таламусом. У многих млекопитающих мозжечок не только не уступает по числу нейронов коре головного мозга, но значительно её превосходит (у человека в мозжечке находится около 69 млрд. нейронов, или ~80 % нейронов мозга)\*, однако его нейроны имеют значительно более короткие аксоны, соединяющие нейроны в локальные внутренние группы, формирующие однообразные параллельные цепи. Мозжечок всегда считали структурой головного мозга, вовлечённой в контроль тонкой моторики, поскольку его повреждения проявляются нарушениями в координации движений. Однако, как показывают исследования с привлечением функциональной томографии (фМРТ), мозжечок активируется и при решении познавательных задач.

\*Что в ~4 раз больше, чем в коре головного мозга. Среди них преобладают гранулярные звёздчатые клетки с короткими отростками. В коре мозжечка также располагаются клетки Пуркинье, отростки которых расходятся подобно вееру (см. **Клетки Пуркинье**).

**Мозолистое тело (corpus callosum)\*.** Мозг высших животных и человека представляет собой симметричный парный орган, состоящий из правого и левого полушарий, соединённых плотным пучком нервных

волокон (перешейком, или аркообразным мостом, простирающимся горизонтально от передней до задней части головного мозга, толщиной примерно в запястье), получившем название *мозолистое тело*\*\*\*, а также другими тонкими *комиссурами*, или связями (см. **Комиссура**). На срезе мозолистое тело имеет белый цвет, поскольку состоит из нервных волокон, покрытых липидной миелиновой оболочкой. Анатомически мозолистое тело осуществляет интеграционную деятельность в функционировании двух полушарий (обеспечивает координированную их работу). В 60-е годы XX века были проведены первые операции по рассечению мозолистого тела у больных с неизлечимой эпилепсией\*\*\*, в результате оба полушария начинали функционировать независимо один от другого (разделение полушарий создаёт две независимые сферы сознания в одном черепе). В этих исследованиях были подтверждены представления о некотором неравенстве полушарий (синдром расщеплённого мозга). Впервые это явление было исследовано на кошках в середине 50-х годов XX века американскими физиологами Р. Маерсом и Р. Сперри.

\*От лат. *corpus* – *тело* и *callosum* – *жёсткий* (плотный, твёрдый).

\*\*Мозолистое тело образовано более чем 100 млн. миелинизированных аксонов, идущих в противоположных направлениях.

\*\*\*Частичное рассечение мозолистого тела называется *каллозэктомия*, а полное – *каллозотомия*.

**Молекулярная мимикрия.** От англ. *mimicry* – *подражательность*, *имитирование* < греч. *mimikos* – *подражательный*. 1. Термин, обозначает перекрёстную иммунологическую реакцию, возникающую из-за сходства в строении отдельных участков чужеродного антигена и антигенных молекул организма. Такая реакция приводит к возникновению особой формы аутоиммунного заболевания, при которой антитела, направленные против чужеродных антигенов, взаимодействуют и с нормальными антигенами организма. Например, при ревматизме антитела, возникшие против стрептококков, могут атаковать также суставы и соединительную ткань миокарда, разрушая их. 2. Способность паразитов избегать иммунологических реакций организма-хозяина, путём экспонирования на поверхности своих клеток молекулярных антигенов, не распознаваемых иммунокомпетентными клетками хозяина. Мимикрирующие паразиты могут также покрываться абсолютно инертными для иммунной системы хозяина оболочками. Такая способность характерна, например, для многих паразитических трематод.

**Молекулярная патология.** Область исследований патологии клеток (патоцитологии) на молекулярном уровне. Представления о молекулярных болезнях возникло после исследований знаменитого американского биохимика Лайнуса Полинга (Linus Pauling), показавшего в 1949 г., что в основе серповидно-клеточной анемии, от которой страдали в основном африканцы и афроамериканцы, лежит замещение в молекуле гемоглобина всего одной аминокислоты (см. **Анемия**). В дальнейшем стало ясно, что присутствие аномальных молекул в составе макромолекулярных

внутриклеточных комплексов нарушает структуру и функционирование клеток, приводя к серьёзным заболеваниям.

**“Молекулярные пинцеты”.** Молекулы, способные захватывать другие молекулы (например, молекулы белка) с образованием нековалентных химических связей. Для лечения болезни Паркинсона разработано соединение CLR01, имеющее форму в виде буквы С, с расположенными на концах молекулы своеобразными “руками”, способными захватывать патогенный белок *альфа-синуклеин* (паркин) в тех местах, где расположены остатки лизина, и препятствовать образованию им белковых агрегатов, ответственных за гибель резидентных нейронов. Действие CLR01 было успешно опробовано на культурах клеток и модельном трансгенном организме аквариумной рыбки *данио-рерио*, несущей белок альфа-синуклеин, меченный зелёным флуоресцентным белком. Последнее обстоятельство дало возможность отслеживать действие “молекулярного пинцета” и показать его способность препятствовать образованию патогенных агрегатов и отмиранию нейронов (см. **Болезнь Паркинсона, Синуклеин, Дофамин**).

**“Молекулярные хронометры” (“молекулярные часы”).** Образный термин, обозначающий подход, с помощью которого оценивают ход эволюционного времени. В основе подхода лежит использование информационных молекул, служащих относительно надёжными филогенетическими маркёрами. Важнейшим “эволюционным документом” любого организма является первичная структура его генома (первичная последовательность ДНК), в той или иной степени изменяющаяся с течением времени и, следовательно, отражающая филогенез организма. Идея “молекулярных часов” основана на допущении, что некоторые эволюционные изменения в геноме протекают в постоянном темпе, т. е. с одной и той же средней скоростью (в действительности это не совсем и не всегда так!\*). Анализ этих изменений (генетических мутаций, накапливающихся тысячами и миллионами лет) в гомологичных последовательностях\*\* позволяет выделять виды, имеющие общего предка. Поэтому скорость накопления мутаций и называют *ходом молекулярных часов*. В этом случае различия в ДНК у двух разных организмов и служат часами, показывающими время, когда две линии разошлись, возникнув от одного общего предка. На практике метод “молекулярных часов” используется для построения эволюционных (филогенетических) древ. Следует отметить, что “молекулярные часы” у беспозвоночных идут медленнее, чем у позвоночных. Синоним – “молекулярные часы”.

\*Иногда может происходить ускорение темпов накопления мутаций в некоторых частях генома, если мутации увеличивают шансы выживания и размножения организмов. В этом случае возрастает положительное давление естественного отбора, ускоряющего темп эволюции. Следует

отметить, что “молекулярные часы” у беспозвоночных идут медленнее, чем у позвоночных.

**\*\*Наиболее достоверными “линейными молекулярными хронометрами”** считаются нефункциональные гомологичные последовательности генома, накапливающие нуклеотидные замены случайным образом.

**Молчащие генные сайты.** Точки в кодирующем регионе гена, мутации в которых не затрагивают последовательности аминокислот в белке (не вызывают изменения продукта) (см. **Мутации молчащие**).

**Монада.** От греч. monos – *один* (единица). 1. Одноклеточный организм. 2. Одиночная хромосома из тетрады после первого и второго мейотических делений (см. **Мейоз**).

**Монера.** От греч. moneres – *одинокий* (в данном случае, *простой*). Термин, предложенный немецким биологом-эволюционистом Эрнстом Геккелем\* (1834–1919) для обозначения гипотетического скопления протоплазмы, из которого образовались первые клетки.

\*Сформулировал биогенетический закон, предложил первое “родословное древо животного мира” и теорию происхождения многоклеточных организмов от двухслойного предка – *гастролы*.

**“Монетные столбики”.** Агрегационная структура, которую способны образовывать эритроциты при осаждении. У быков эритроциты имеют сферическую форму, и они не образуют агрегаты типа “монетных столбиков”.

**Моноаллельная экспрессия.** От греч. monos – *один* и *аллель*. Экспрессия только отцовского или материнского аллеля в участках генома, подверженных импринтингу (см. **Импринтинг генов (половой)**).

**Моногамия.** От греч. monos – *один* и gamos – *брак*. 1. У человека, единобрачие (брачная верность). Моногамия – исключительно редкая стратегия репопуляции у млекопитающих, однако её выбрали ранние гоминиды (возможно, уже ардипитеки), что и привело, в конце концов, к развитию у наших предков *разума*. Согласно модели Оуэна Лавджоя (Lovejoy, 1981, 2009) “Адаптивный комплекс ранних гоминид”, моногамия развилась как следствие единства трёх уникальных особенностей ранних гоминид, таких как бипедализм (“двуножие”, возникшее в результате необходимости переносить в руках пищу и детёнышей), маленькие клыки и, как следствие, низкая внутригрупповая агрессивность, способность к кооперации и взаимопомощи, а также скрытая овуляция\*, как потребность защититься от “супружеской неверности”. Кооперация между самцами у *Australopithecus afarensis* обеспечила эффективность рейдов по добычи пищи, что позднее привело к освоению коллективной охоты у представителей рода *Homo* (см. **Бипедализм**). 2. У животных – половые отношения, при которых самка и самец образуют устойчивые пары в течение одного или нескольких сезонов размножения (обычно в смысле спаривания, а не совместного существования). Что особенно интересно, а ведь в природе верности, похоже, *почти* нет. Это наивные

сказки о парах верных лебедей. Её нет ни у птиц, ни у животных, ни у млекопитающих, за некоторым редким исключением. Так голубоногие олуши\*\* моногамны весь брачный сезон, а поганки Кларка моногамны всю жизнь, также как птицы кагу с островов Новой Каледонии (Тихий океан, Меланезия), попугай-мароканы, обитающие в Пантанале\*\*\* (затопляемая в период дождей болотистая низменность в центре Южной Америки) и южно-азиатские птицы-носороги. Среди приматов моногамия описана, как спорадическое явление, у гиббонов, а у млекопитающих исключением служат степные полёвки, для которых свойственна доказанная моногамия, обеспеченная эпигенетическим механизмом пожизненной привязанности в парах. Отсутствует верность и у беспозвоночных (правда и здесь встречаются исключения, например, у рака-богомла встречаются виды, у которых моногамные отношения длятся на протяжении 20 лет). Верность – продукт развития, приобретённый только человеком. Нас от животных отличает способность быть верными друг другу. Но в настоящее время, к сожалению, это уже атавистический, как считают некоторые, признак, качество из ряда вон выходящее.

\*Скрытность овуляции была обеспечена псевдогенизацией абсолютного большинства генов, кодирующих обонятельные рецепторы (см. **Псевдогены**).

\*\*Слово “Олуши” в переводе с испанского языка означает *дурачок, клоун*. Название птицы получили за странную брачную манеру самцов демонстрировать свои необычного сине-голубого цвета ноги.

\*\*\*Pantanal (исп.) – *болото*.

**Моногенез.** От греч. monos – *один* и genesis – *происхождение, начало*. 1. Размножение, при котором в каждом новом поколении воспроизводятся одинаковые потомки. 2. Разновидность неполового размножения, например, *партеногенез* (см. **Партеногенез**). 3. Способ паразитирования с полным циклом развития в организме одного хозяина. 4. Эволюционная теория происхождения новых форм жизни в одном месте и в одно геологическое время. 5. Способ развития многоклеточного организма из одной клетки (в большинстве случаев, исключая партенонез, оплодотворённой яйцеклетки, или зиготы).

**Моногенные болезни.** От греч. monos – *один* и *ген*. Болезни, возникающие в результате утраты функции одного гена. Описано 3,5 тысячи моногенных заболеваний, при этом не менее 1 % жителей Земли живут с дефектами в каком-либо одном гене. В связи с этим существует настоятельная необходимость в проведении широкомасштабной пренатальной диагностики и, возможно, даже пренатальной терапии, по крайней мере, некоторых генетических дефектов у плода, что снизит частоту рождения детей с генетическими заболеваниями.

После того, как в 1997 г. химик-патолог Денис Ло (Dennis Lo) из Оксфордского университета обнаружил в плазме крови беременных

женщин следы ДНК, принадлежащей плоду, появилась возможность воссоздания и анализа генома плода путём взятия проб крови у матери. Такой подход полностью исключает какое-либо инвазивное вмешательство в организм с риском для матери и плода, обычным для метода амниоцентеза или взятия биоптата плаценты. Эта возможность была реализована в 2011 г. группой генетиков из Стэффордского университета под руководством Стивена Куэйка (Stephen Quake), которые реконструировали фетальный геном только на основе анализа крови матери.

**Моногибридное скрещивание.** От греч. monos – *один* и hybridos – *помесь*. Скрещивание, при котором анализируется проявление у потомства одного признака.

**Монозиготные близнецы (МЗ).** От греч. monos – *один* и зигота. Близнецы, которые происходят из одной оплодотворённой яйцеклетки – *зиготы\**. В результате они являются генетическими копиями, имеющими идентичные геномы (100 % общих генов), и всегда одного пола\*\*. МЗ двойня образуется на стадии двух бластомеров, в результате их расхождения; на стадии 4-х бластомеров возможно формирование тройни и даже большего числа эмбрионов. Существует два типа МЗ близнецов – *монохорионные* и *дихорионные* (см. **Монохорионные близнецы**). Следует отметить, что со временем ДНК монозиготных близнецов дивергируют и каждый из членов пары с возрастом приобретает всё больше генетических особенностей, например, у одного из них может увеличиться число копий какого-нибудь гена\*\*\*. Поэтому генетическая идентичность монозиготных близнецов далеко не абсолютная. Особенно это касается клеток мозга, в которых *транспозоны* (“прыгающие гены”) приводят к активации или репрессии различных паттернов генов, что вызывает значительные различия между отдельными нейронами и, соответственно, различия в активности мозга у разных индивидуумов, влияющие на формирование психики, когнитивных способностей и даже возникновение психических заболеваний (например, аутизма и шизофрении). Существуют данные, говорящие о том, что питание ямсом (семейство диоскорейных) и маниоккой (семейство молочайных) увеличивает вероятность рождения близнецов. Синонимы – *однойцевые, идентичные*.

\*Интересно отметить, что у броненосцев (армадилл) из одного яйца всегда развиваются четыре детёныша, т. е. они размножаются исключительно близнецовым способом.

\*\*На самом деле однойцевые близнецы вовсе не идентичны! Об этом далее.

\*\*\*Известно, что значительная генома человека состоит из повторяющихся последовательностей, и у отдельных индивидуумов число копий какого-либо гена может быть меньше или больше, чем в среднем в популяции. Точно также и отдельные популяции могут отличаться от других числом копий определённых генов. Так показано,

что у представителей народов, в структуре питания которых преобладают продукты, содержащие крахмал, в геноме содержится больше копий гена, кодирующего амилазу.

**Монозиготный.** От греч. monos – *один* и зигота. Буквально, однойяйцевой (англ. one-egg).

**Монокарион.** От греч. monos – *один* и karyon – *ядро клетки*. Клетка с одним ядром. Термин используется в технике слияния клеток (клеточной инженерии).

**Монокарпики.** От греч. monos – *один* и karpos – *плод*. Растения, погибающие после плодоношения (*монокарпические растения*). К этой группе относятся все однолетние растения (яровые, озимые и эфемеры), большинство двулетников и некоторые виды многолетников, зацветающих в первый раз иногда через 20–30 и больше лет жизни (бамбук, некоторые виды агав и пальм\* (от лат. palma – *ладонь*)). Синоним – *монокарпические растения*.

\*Например, винная пальма, иначе называемая “тодди-пальма” или “жгучая пальма” (*Caryota urens*) – одно из самых быстрорастущих и короткоживущих растений, или Рафия винная (*Rafia vinifera*) – пальма, имеющая короткий ствол и крону из самых крупных во всем растительном мире перистых листьев (длинной до 20 м). Эти растения являются классическим примером генетически запрограммированного фенотоза (см. **Фенотоз**).

**Монокины.** От греч. monos – *один* и kinema – *движение*. Цитокины, вырабатываемые активированными моноцитами и макрофагами (тканевыми макрофагами – гистиоцитами). К монокинам относится интерлейкин-1 (IL-1) (стимулирует пролиферацию клеток предшественников В-лимфоцитов и активированных антигенами Т-лимфоцитов-хелперов), а также интерфероны и факторы, стимулирующие рост эндотелиальных и глиальных клеток. В то же время IL-1 подавляет рост эндотелия, действуя, как антагонист фактора роста фибробластов (FGF).

**Моноклональные антитела (МкАт)\*.** От греч. monos – *один* и klon – *веточка, росток*. Антитела, обладающие однородными активными центрами, т. е. специфичные к конкретному антигену (или, точнее, к конкретному эпитопу антигена). Продуцируются потомками (клоном) одного, активированного антигеном В-лимфоцита\*\*. Обычно МкАт отличаются высокой *аффинностью*, а получают их с помощью гибридомной техники (см. **Гибридома**). В настоящее время МкАт уже используются для позитивной идентификации опухолевых клеток в различных биологических образцах, а в перспективе – и для радиографии (метод локализации опухолей, или метод диагностической визуализации), радиотерапии (радиоиммунотерапии или РИТ\*\*\*), особенно успешной в онкогематологии. МкАт, узнающие опухолевые антигены, могут запускать реакции комплемента и другие цитотоксические механизмы. Показано также, что *антиидиотипические* антитела, узнающие рецепторы

на поверхности злокачественных В-лимфоцитов, могут обладать и антипролиферативным действием\*\*\*\* (см. Герцептин).

\*Первые моноклональные антитела были получены в 1975 г. Георгом Келером и Сезаром Мильштейном, которые в 1984 г. были удостоены Нобелевской премии по химии. Впоследствии разработанный ими подход позволил наладить получение высокоспецифичных иммунологических препаратов.

\*\*Считается, что в организме взрослого человека существуют примерно  $10^6$  клонов к различным детерминантам.

\*\*\*Главный недостаток РИТ, связанный с повреждающим действием циркулирующих радиоактивных антител на костный мозг и стволовые клетки, преодолевается с помощью новых подходов. Один из них получил название *предварительный выбор мишени*. Суть его заключается в следующем. На первом этапе в организм пациента вводятся МкАт, конъюгированные с *биотином*, которые узнают опухолевый антиген. Затем вводят второй компонент, выводящий не связавшиеся антитела из организма. И только после этого вводят *стрептовидин*, содержащий радиоизотоп. Высокое сродство биотина и стрептовидина позволяет целенаправленно и эффективно воздействовать на опухолевые клетки. Этот метод уже используется для лечения рака яичников.

\*\*\*\*Могут быть использованы для лечения В-клеточных лимфом.

**Моноклональные антитела каталитические.** Антитела, которые обладают не только функцией связывания и элиминации антигенов, но и функцией их ферментативной (каталитической) деградации\*. Возможно, что *каталитические антитела* возникают в организме при некоторых аутоиммунных заболеваниях человека, например, при рассеянном склерозе. Уже известно, что у модельных животных, страдающих аутоиммунными заболеваниями, репертуар каталитических антител значительно выше, чем у нормальных животных. Синоним – *катализаторы на основе антител*.

\*Впервые ферментативные МкАт, обеспечивающие реакцию деградации сложноэфирных связей, были получены Ричардом Лернером (Институт имени Скриппса, США) в 1987 г.

**Мононуклеарные клетки.** От греч. *monos* – *один* и *nucleus* – *ядро*. Буквально, одноядерные клетки. Понятие используется в клинической медицине для обозначения фракции клеток, выделяемых из костного мозга или периферической крови с помощью центрифугирования путём отделения от гранулоцитов, тромбоцитов и эритроцитов в градиенте плотности.

**Мононуклеоз.** От греч. *monos* – *один*, *nucleus* – *ядро* и *-osis* – *состояние*. Состояние организма, при котором в крови обнаруживается аномально большое количество мононуклеарных лейкоцитов и их патологических форм.

**Мононуклеоз инфекционный.** Острое вирусное заболевание, для которого характерны лихорадка, боль в горле, лимфаденит,

спленомегалия и лимфоцитоз. Заболевание вызывается вирусами типа герпеса, в частности, Эпштейна-Барр. Синоним – *ангина моноцитарная*.

**Моноплегия.** От греч. monos – *один* и plegia – *удар, паралич*. Паралич одной конечности или одной стороны тела.

**Моноподий.** От греч. monos – *один* и podos – *нога*. Тип ветвления, при котором верхушечный рост происходит непрерывно и форма растения характеризуется полным выпрямлением оси. При этом боковые ветки закладываются под апексом и для них также характерен моноподиальный верхушечный рост. Синоним – *моноподиальное ветвление*.

**Моноподиальные соцветия.** От греч. monos – *один* и podos – *нога*. (См. **Рацемозные соцветия**).

**Монослой.** От греч. monos – *один* и слой. Слой клеток, растущих в культуре толщиной в одну клетку.

**Моносомия.** От греч. monos – *один* и soma – *тело*. Утеря одной хромосомы в той или иной паре диплоидного набора хромосом. Такие организмы называются *моносомиками* или *гиподиплоидами*.

**Монотопные белки.** От греч. monos – *один* и topos – *место*. Трансмембранные интегральные белки, пронизывающие мембрану один раз, т. е. имеющие всего один трансмембранный участок полипептидной цепи. Белок *гликофорин* – типичный пример монотопного белка (см. **Гликофорин**).

**Монотопные рецепторы.** От греч. monos – *один* и topos – *место*. Рецепторы, имеющие единственный трансмембранный участок (домен). Эти рецепторы не используют G-белки; некоторые из них обладают собственной (ауто-) киназной активностью, характерной для цитоплазматического домена (сами себя фосфорилируют при взаимодействии рецептора с лигандом). У других рецепторов, внутриклеточный домен подвергается фосфорилированию с помощью протеинкиназы, расположенной вблизи. Синоним – *рецепторы первого типа*.

**Монотрихи.** От греч. monos – *один* и trichos (trix) – *волос*. Бактерии (прокариоты), снабжённые одним жгутиком.

**Монофаги.** От греч. monos – *один* и phagein – *пожирать*. Организмы, использующие один вид пищи. Примером могут быть пчелиная огнёвка или шелковичный червь, который питается только листьями тутового дерева (см. **Монофагия**). Монофагия является правилом для некоторых паразитических насекомых (например, растительноядных личинок некоторых видов *минирующих мух*), но исключением для позвоночных животных. Любопытными примерами, кроме общеизвестных животных, таких как коала\*, поедающие только жёсткие, насыщенные эфирными маслами листья эвкалипта, и яичных змей (поедают исключительно яйца), служит коршун слизнеед *Rostrhamus sociabilis plumbeus*, обитающий во Флориде, который питается только улитками *Pomatia caligenosa*, или пчёлы, посещающие только один вид растений (монотрофные пчёлы). Как большие, так и малые панды

питаются в основном только листьями молодого бамбука, поскольку не могут усваивать клетчатку других растений. Установлено, что из-за низкой питательности листьев бамбука им приходится кормиться не менее 13 ч в день. Живущие рядом с малыми гималайскими пандами золотые лангуры имеют желудок, разделённый на отделы, а также хорошо развитые слюнные железы, и поэтому способны поедать листья многих растений, в результате чего они относятся к *полифагам*. Синоним – *монотрофы*.

\*Интересно отметить пикантную подробность; у самцов коала два пениса.

**Монофагия.** От греч. monos – *один*, phagein – *пожирать* и -ia – *условия*. Способ питания, основанный на поглощении только одного вида пищи. Монофагия может быть обусловлена экологическими условиями, когда животному доступен только один вид пищи, или анатомическими особенностями, или особенностями ферментативного оснащения пищеварительной системы, не справляющейся с переработкой других видов пищи. Достаточно вспомнить разную анатомию и физиологию ЖКТ у травоядных и плотоядных (хищников-мясоедов) животных. Мы также уже хорошо знаем, что плотоядные волки, питающиеся, в том числе, и падалью, эволюционировали в собак благодаря появившейся у них способности усваивать крахмалистую пищу. Связано это с увеличением в геноме собак числа копий гена AMY2B, кодирующего фермент амилазу, расщепляющую крахмал (см. **Амилаза**). Собаки также лучше волков конвертируют мальтозу в глюкозу.

**Монофилетический.** От греч. monos – *один* и phyle – *род, племя*. Буквально, имеющий общее происхождение от единой предковой формы организмов. Например, *монофилетическая* гипотеза происхождения жизни. Противоположный по значению термин – *полифилетический* (см. **Полифилия**).

**Монофилия.** От греч. monos – *один*, phyle – *род, племя* и -ia – *условия*. 1. Предполагаемое происхождение какой-то биологической группы организмов от общей предковой группы. Монофилия – один из основных принципов эволюции живых организмов, в основе которого лежит дивергенция (или адаптивная радиация) родоначальных видов. 2. В молекулярной биологии происхождение группы близких белков от общего молекулярного предшественника. Так считается, что всё суперсемейство иммуноглобулинов возникло от иммуноглобулиноподобного шаперона прокариот (см. **Шапероны**). 3. В клеточной биологии – возникновение различных классов клеток от общего предшественника (см. **Архециты**).

**Монохазий.** От греч. monos – *один* и chazo – *делю*. Цимоеидное соцветие, в котором на каждой предыдущей оси развивается лишь одна ось следующего порядка. Монохазии могут быть в виде *извилины* (у манжетки) или *завитка* (у окопника).

**Монохорионные близнецы.** От греч. monos – *один* и chorion – *наружная оболочка зародышей* (формирует плаценту), *послед.* Монозиготные близнецы, у которых имеется общая зародышевая оболочка (хорион). Около 70 % монозиготных близнецов относятся к монохорионным.

**Моноцистронные мРНК.** От греч. monos – *один* и цистрон. мРНК, кодирующие одну полипептидную цепь (один белок).

**Моноциты\*.** От греч. monos – *один* и kytos – *клетка*. Самые крупные из лейкоцитов (диаметр 12–20 мкм), обладающие характерным бобовидным ядром, а также способностью к фагоцитозу и амёбоидному движению. Относятся к агранулоцитам и обладают наиболее выраженной способностью к фагоцитозу. Не содержат цитоплазматических гранул. На долю моноцитов приходится 4 – 8 % всех лейкоцитов периферической крови (в среднем 450 клеток в 1 мкл). Образуются в ткани костного кроветворного мозга из *промиелоцитов*, которые, в свою очередь, формируют *монобласты*, а затем монобласты дают *моноциты*. Моноциты представляют собой незрелые клетки, которые после 2–3 суток покидают кровяное русло и выходят в окружающие ткани, где продолжают дифференцироваться в тканевые макрофаги (*гистиоциты*), которые продуцируют ряд физиологически активных веществ, таких как интерлейкин-1 (IL-1), факторы, стимулирующие рост эндотелиальных и гладкомышечных клеток сосудов, интерфероны, лейкотриены и цитотоксины. В очагах воспаления способны к пролиферации.

\*Название *макрофагов*, циркулирующих в крови. Позже моноциты оседают в различных местах организма, изменяя свой облик, и становятся *тканевыми макрофагами* (фагоцитами) и макрофагами, входящими в состав ретикуло-эндотелиальной системы.

**Монстр.** От лат. monstrum – *знамение, знак*, а также *чудовище* < monstro – *указывать, предвещать\**. Интересна история происхождения этого слова. Она ведет в глубокую древность повседневной пастушьей практики. Пастухи давно заметили, что иногда у домашних животных рождаются детеныши-уроды или детеныши с некоторыми небольшими отклонениями. Такое явление у древних всегда считалось зловещим предзнаменованием, предвещанием чего-то дурного, неблагоприятного.

\*В латинском языке слово monere означает *предвещать*, а глагол monstro – *указывать, показывать* (в современном русском языке *демонстрировать* (лат. monitor – *предостерегающий*, нем. Monitun – *напоминание*)). Отсюда и возникло название уродов – *монстры*, что буквально означает *предвещающие, предостерегающие*. В литературе встречается парафраз “*монструозные исчадия*”. Интересный факт из истории эволюционных воззрений. Известно, что американский генетик Ричард Голдшмидт (R. Goldschmidt, 1940) называл “*счастливым монстром*” потенциально приспособленную форму организма.

**Монтгомеры (бугорки Монтгомеры).** От лат. (англ.) montane – *гористый*, греч. homos – *равный, одинаковый* и meros – *часть*. Кожные

бугорки, расположенные на ареолах вокруг сосков молочных желёз (см. **Ареола (ареолы)**). Под эпидермисом бугорков располагаются скопления чувствительных тактильных рецепторов, стимулирующих эрекцию соска и отделение молока\* при саклинге (сосании младенцем), а также усиливающих сексуальное чувство при ласках (см. **Тельца Мейснера**).

\*Рецепторы стимулируют сокращение гладкомышечных волокон, расположенных в стенках синусов молочных желёз, что облегчает отделение молока, которое может даже брызнуть. Отсюда возникли мифические представления о *Млечном пути*, которые первоначально пришли в Рим из Древней Греции, а далее распространились в других европейских языках. В названии “Млечный путь” отражен миф о молоке Геры, супруги Зевса, пролившемся на небосвод, когда она оттолкнула от груди младенца Геракла. Слово *молочный* на греческом языке звучит как γαλαχίας (галаксиас). Отсюда и возникло слово *галактика*. Этого же происхождения и биохимические названия сахаров молока – *лактозы* и *галактозы*. Русские сказки донесли до нас представления о молочных реках с кисельными берегами. Не от небесного ли *молочного пути* возникли у наших далёких предков эти сказочные ассоциации?

**Морбитный.** От лат. morbus – *болезнь*. Буквально, *болезненный*. В клинической практике часто используется также термин “преморбитный” – *предболезненный*, например, преморбитное состояние.

**Морганида.** Единица рекомбинации, или другими словами, единица измерения положения генов на хромосомах. Выражается в процентах перекрёста (частотой кроссинговера), отражающих относительное расстояние между двумя генными локусами (генами) на хромосоме. Частота перекрёста в 1% называется *единицей Моргана\** (в англоязычной литературе обозначается как m.u.), а у нас – *морганидой*. Повсеместно используется также термин “сантиморган” (см. **Сантиморган**).

\*Название предложил в 1919 г. английский генетик и биохимик Джон Бёрдон Сандерсон Холдейн (J. B. S. Haldane, 1892–1964) в честь американского генетика Томаса Ханта (Гента) Моргана (Т. Н. Morgan, 1866–1945), который в 1933 г. вместе со своими учениками Альфредом Генри Стёртевантом (А. Н. Sturtevant, 1891–1970) и Кельвином (Кальвином) Бриджесом (С. В. Bridges, 1889–1938) получили Нобелевскую премию за теорию линейного расположения генов в хромосоме.

**Мореновые железы.** От фр. moreînes – *скопления валунов, обломков горных пород, возникшие в результате движения ледников*. Железистые выпячивания, расположенные в стенке пищевода у дождевых червей\*, удаляющие излишки солей кальция из крови. Последние, попадая в полость пищеварительного канала, нейтрализуют гуминовые кислоты, поступающие с поедаемыми червём гниющими листьями. Синоним – *известковые железы*.

\*Внешне эти железы напоминают скопления мореновых валунов, откуда и получили своё название.

**Морула.** От лат. *morula* – уменьш. от *morum* – *тутовая ягода, шелковица* (*morus* – *тутовое дерево*). 1. В эмбриологии – стадия развития зародыша многоклеточных организмов, представляющая собой скопление клеток бластомеров, по внешнему виду напоминающее ягоду с плодом *зернянка* (без полости). За этой стадией следует *бластула*, а затем *гастрюла*. 2. В микробиологии, морула – тельца включения в мононуклеарных лейкоцитах, похожие на тутовую ягоду, и состоящие из множества клеток *Ehrlichia chaffeensis* (семейство риккетсий) при моноцитарном эрлихиозе человека.

**Морфактины.** От греч. *morphe* – *форма* и лат. *activus* – *деятельный*. Синтетические структурные антиметаболиты *гиббереллинов* (см. **Гиббереллины**).

**Морфин.** Алкалоид опиума\*, получаемого из млечного сока опийного мака (*Papaver*), содержащего также *кодеин* и *папаверин*. Морфин – мощное обезболивающее средство, приводящее к наркомании (морфинизму). Мозг приматов синтезирует собственные эндогенные опиаты (эндорфины), влияющие на восприятие, поведение и память. Их образование кодирует ген *Prodynorphin*, экспрессия которого выражена сильнее у человека по сравнению с шимпанзе.

\*Название получил от имени бога сна и сновидений Морфея (одного из трёх сыновей Гипноса) из пантеона богов в древнегреческой мифологии (см. **Гипноз**).

**Морфогенез.** От греч. *morphe* – *форма* и *genesis* – *происхождение, начало*. Процесс возникновения и развития частей тела и органов в индивидуальном (и эволюционном) развитии организма. Обеспечивается сложным регуляторным механизмом, позволяющим клеткам занимать своё уникальное место относительно друг друга\*. К эмбриологическим механизмам, обеспечивающим внутреннюю упорядоченность организма, относятся *эмбриональная индукция* и *морфогенетические движения* клеток. Первый механизм отвечает за специфическую дифференцировку клеток под влиянием диффундирующих веществ-индукторов, а второй – за перемещение клеток относительно друг друга. Отсюда ясно, что гены могут влиять на оба эти процесса, поскольку известны мутации, отвечающие за определённые аномалии развития, например, полное отсутствие почек у мутантных короткохвостых мышей линии *Danforth short tail*, у которых аномалия обусловлена отсутствием индуцирующего стимула. В биологии развития наиболее важным и хорошо изученным модельным организмом является плодовая мушка *Drosophila melanogaster*. У насекомых эмбриональное развитие регулируется иерархической системой, состоящей из трёх классов генов: 1. *Генов полярности яйца* с так называемым “*материнским эффектом*”. 2. *Генов сегментации*. 3. *Гомеостатических генов*. Координированное взаимодействие этих генов во времени и в пространстве создаёт *генетическую программу развития*, которая определяет положение и предназначение, а также время дифференцировки и активации каждой индивидуальной клетки эмбриона

(см. **Гены эмбрионального развития и морфогенеза**). Хорошо известно, что разные виды клеток содержат уникальные наборы поверхностных молекул адгезии. В морфогенезе тканей важнейшую роль играют белки *кадхерины* (кадгеринины) и *катенины*, обеспечивающие узнавание и сортировку клеток, координацию их движения в эмбрионе, индукцию и поддержание полярности клеток, а также образование границ между тканями. При удалении белка E-кадхерина клетки не могут удерживаться рядом друг с другом (см. **Кадхерины**).

\*В случае человека и других крупных животных многим миллиардам и триллионам клеток.

**Морфология.** От греч. *morphe* – *форма* и *logos* – *слово* (учение). Разделы анатомии человека и животных, зоологии и ботаники, представляющие собой комплексы наук, изучающих форму живых организмов. Парадоксально наличие огромного разнообразия форм живых существ, при одновременном единообразии их организации, поскольку все существующие на Земле организмы имеют клеточное строение. К тому же для органического мира характерно единообразие основных химических составляющих, а также метаболических процессов, поддерживающих и определяющих жизнедеятельность. Неклеточные формы жизни – вирусы и фаги также состоят из макромолекул (нуклеиновых кислот и белков), характерных для клеточных форм!

**Морфонекротический.** От греч. *morphe* – *форма* и *nekros* – *мёртвый*. *Морфонекротический* тип секреции характерен для слизистой оболочки тонкого отдела кишечника. При этом типе секреции ферменты не выделяются из клетки, а освобождаются при распаде погибающих клеток (см. **Морфостатический**).

**Морфостатический.** От греч. *morphe* – *форма* и *stato(e)s* – *стоящий*. Морфостатический тип секреции – тип секреции, при котором клетки, выделяя секрет, сохраняют свою целостность (целость). Такой тип секреции характерен для слюнных, желудочных желёз, а также для поджелудочной железы.

**Москиты.** От исп. *mosquito* < лат. *musca* – *муха*. Преимущественно тропические кровососущие насекомые (самки) отряда двукрылых, сходные с комарами; длина тела 1,2–3,5 мм, свыше 130 видов. Некоторые виды – переносчики возбудителей заболеваний человека, таких как лейшманиозы и смертельно опасные вирусные заболевания, например, такие как *москитная тропическая лихорадка* (*лихорадка паппатачи*) и *геморрагическая лихорадка западного Нила*. Установлено, что иммунная система *москитов* распознаёт и сдерживает развитие вирусов с помощью специальной ферментативной системы вырезания вирусных генов, благодаря чему сами насекомые-переносчики не заболевают. Синоним – *гнус*.

**Мотилин.** От лат. *motum* – *приводить в движение, двигать* (*motio* – *движение*) и греч. *protein* – *белок*. Гормон желудочно-кишечного тракта – 22-членный пептид, синтезируемый энтерохромаффинными клетками

слизистой оболочки тонкого отдела кишечника. Стимулирует сокращение гладких мышц кишечника (запускает моторику кишечника при пищеварении\*), повышает секрецию пепсина и соляной кислоты железами желудка.

\*Откуда и произошло название.

**Моторные белки.** Одно из самых удивительных изобретений эволюции – белки, способные преобразовывать энергию АТФ в кинетическую энергию движения. Обеспечивают локомоцию (движение) клеток за счёт активности ресничек и жгутиков\*.

\*Моторчик, состоящий из внутримембранных белков и *вращающий* жгутик бактериальной клетки, впервые описал академик РАН В. П. Скулачев.

**Музеомика.** От слов *музей* (лат. *museum* < греч. *museion* – *храм муз*) и *геномика*. Буквально, геномика музейных экспонатов. Новое направление в геномике, призванное исследовать геномы вымерших животных, останки которых сохранились как музейные экспонаты. Первым животным, митохондриальный геном которого расшифровали пенсильванские учёные (Penn State) в 2008 г. был *тилацин* (*Thylacinus cynocephalus*) – сумчатый тасманийский волк, исчезнувший с лица Земли в 30-е годы XX века\*. Для анализа генома митохондрий тилацина использовали шерстинки экземпляра, хранившегося в Смитсоновском институте в Вашингтоне. В 2017 г. исследователями из Мельбурнского университета была просеквенирована более длинная ядерная ДНК, выделенная из образцов ткани месячного щенка тилацина, обнаруженного в сумке погибшей самки в 1909 г. и хранящегося в австралийском Музее Виктории. В работе был подтверждён вывод, сделанный ранее, о низком генетическом разнообразии тилацина, приведшем к резкому сокращению его численности уже задолго до появления человека, истребившего сумчатого волка окончательно (вина лежит на овцеводах, видевших в хищнике угрозу).

\*Последняя особь тилацина, обитавшего когда-то в Новой Гвинее, Австралии и Тасмании умерла в зоопарке австралийского города Хобарта в 1936 г.

**Муковисцидоз\***. От лат. *mucus* (*mucilago*) – *слизь*, *viscidus* – *вязкий, клейкий* и *-osis* – *состояние*. Самое распространённое среди коренных европейцев аутосомное наследственное заболевание, передающееся рецессивно. Для муковисцидоза характерна повышенная вязкость секрета слизистых желёз (бронхиальных, поджелудочной, кишечных, слюнных, потовых и половых), затрудняющая его отделение. Клинически муковисцидоз затрагивает, прежде всего, лёгкие (характеризуется поражением эпителия лёгких) и поджелудочную железу у детей, однако со временем болезнь часто приобретает полиорганный характер. Заболевание обусловлено делецией\*\*, заключающейся в потере трёх нуклеотидных пар в гене CFTR (*cistic fibrosis transmembrane regulator*), приводящей, в свою очередь, к потере фенилаланина в положении

508 молекулы белка (мутация носит обозначение  $\Delta 508^{***}$  и обуславливает 70–90% всех случаев заболевания). Другие случаи обусловлены мутацией G551D, которая обнаруживается у 2% больных муковисцидозом. Продукт гена представляет собой очень большой белок, состоящий из 1480 аминокислотных остатков и получивший название *муковисцидозный трансмембранный регулятор проводимости* (МТР), локализующийся на апикальной стороне клеток (стороне, выступающей в просвет железы) и представляющий собой регулируемый фосфорилированием хлорный канал. Мутация затрудняет процессинг и укладку вновь синтезированного белка в мембранах ЭПР, что приводит к быстрой его деградации (белок не достигает поверхности клетки), или не полноценному функционированию в мембране. В результате нарушаются механизмы секреции клеток различных экзокринных желёз, активность которых сопряжена с выбросом из клетки ионов хлора. Уменьшение выброса ионов  $Cl^-$  через мембрану клеток, выстилающих дыхательные пути, ослабляет ток выходящей из клеток воды, в результате чего слизь на их поверхности засыхает и утолщается, препятствуя эвакуаторной функции ресничного эпителия лёгких. Считается, что мутация возникла у одного из индивидуумов-основателей в предковой европейской популяции в период от 11 до 52 тысяч лет назад (так называемая *мутация-основателя*, носящая титул “первой” из древнейших мутаций) (см. **Мутации-основателя**). Современные терапевтические подходы позволяют увеличить продолжительность жизни людей, страдающих муковисцидозом, с 12–14 до 40 лет. Кроме того, в развитых странах проводится скрининг новорождённых на муковисцидоз. А в США, благодаря работе комитета по предупреждению генетических заболеваний евреев, проводившего генетический анализ крови школьников, и запрету проблемных браков, муковисцидоз у еврейского населения практически полностью искоренён. Синонимы – *кистозный фиброз, фиброзно-кистозная дегенерация*.

\*Заболевание впервые было описано американским патологом Дороти Андерсен (Dorothy Hansine Andersen, 1901–1963) под названием “кистозный панкреатический фиброз”. В западной литературе распространено название “cystic fibrosis” (CF) – *кистозный фиброз*.

\*\*Аномальный ген CFTR, отвечающий за развитие заболевания, обнаружил в 1989 г. исследователь Лэп Чи Цу из госпиталя для ослабленных детей в Торонто. Широкое распространение в европейской популяции гена предрасположенности к муковисцидозу обусловлено тем, что люди с одной копией гена (гетерозиготы) были менее подвержены обезвоживанию организма при заболевании холерой (“защитная” мутация), а, следовательно, с наибольшей вероятностью выживали при этой инфекции. Поскольку территория Европы неоднократно становилась ареной свирепых эпидемий холеры, эта особенность носительства гена муковисцидоза и привела к увеличению частоты его распространения среди европейцев. Так в Великобритании

4 % населения носители мутантного гена. В российской популяции каждый 20-й человек является гетерозиготой по мутантному гену. С 1993 года стало возможным рутинное проведение анализа амниотической жидкости, взятой на 18-ой неделе беременности, на наличие мутантного гена кистозного фиброза.

\*\*\*От греч. буквы дельта ( $\Delta$ ,  $\delta$ ), обозначающей делецию.

**Мукор.** От лат. *mucor* – *плесень*. Сапрофитные грибы (головчатая плесень) – широко распространённые сапрофиты, растущие на продуктах растительного происхождения, а также на навозе. Представлены несколькими видами рода *Mucor*\*. Например, хлебная плесень. Образуется сапрофитным грибом *ризонусом*, а также другими представителями низших грибов из отдела *зигомикот* (образующих зигоспору). Синоним – *мукоровые плесени*.

\*Например, слизистая плесень *Mucor mucedo*, где лат. *mucedo* < *mucus* – *слизь*, или *Mucor alba-ater*, где лат. *alba* – *белая одежда* и *ater* – *тёмный*.

**Мукозальная система.** От лат. *mucosa* – *слизистая оболочка*. Важнейший компонент иммунной системы организма. Представлена совокупностью всех слизистых оболочек организма в целом (у человека площадью около 400 м<sup>2</sup>), насыщенных важнейшими лимфоидными элементами – фолликулами и иммунокомпетентными клетками (дендритными клетками, В- и Т-лимфоцитами, включая CD4<sup>+</sup>Т-клетки и цитотоксические CD8<sup>+</sup>Т-клетки, а также плазматическими клетками), участвующими в индукции и поддержании иммунных реакций. Важность мукозальной системы обусловлена тем, что она представляет собой главные “входные ворота” для большинства известных инфекционных патогенов и токсикантов.

**Мукозальный.** От лат. *mucosa* – *слизистая оболочка*. Относящийся к слизистой оболочке. Слизистый.

**Мукоиды.** От лат. *mucus* – *слизь* и греч. *eidos* – *сходство*. Похожий на слизь. Мукоиды – вещества, образующие слизи. К мукоидам также относятся муциформные вещества (муциноиды) – мукополисахариды, мукопротеиды, протеогликаны (см. **Муциформный**). Мукоидный секрет вырабатывается *добавочными* клетками дна желудка (*fundus*) и защищает слизистую оболочку желудка от повреждающего действия пептидаз желудочного сока и соляной кислоты (см. **Добавочные клетки**). Аспирин и подобные ему жаропонижающие средства подавляют синтез простагландинов в слизистой оболочке желудка, которые стимулируют выработку мукоидов. Поэтому в результате длительного приёма ацетилсалицилатов может возникнуть язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки (см. **Аспирин**). Синоним – *муциноиды*.

**Муколипидозы.** От лат. *mucus* – *слизь*, *lipos* – *жир* и *-osis* – *состояние*. Нарушения обмена веществ из группы *болезней накопления* метаболитов, например, накопление сфинголипидов и гликолипидов. Обусловлены генетическими дефектами, связанными с нарушениями

транспорта лизосомных ферментов и, следовательно, нарушениями функционирования лизосом. Муколипидоз типа II называется также болезнью I-клеток\*. Муколипидозы поражают в основном клетки соединительной ткани фибробласты. Синоним – *липидоз типа II*.

\*Болезнь I-клеток (от англ. include – *включить*) характеризуется наличием крупных включений в клетках (телец включения), обусловленных недостаточным уровнем фосфотрансферазы, что приводит, в свою очередь, к недостаточному уровню поступления в лизосомы гликозидазы, сульфатазы, катепсинов. Не поступающие в лизосомы ферменты попадают в секреторные пузырьки транс-сети аппарата Гольджи и высвобождаются из клеток, что вызывает их избыточную концентрацию в крови.

**Муколитический.** От лат. mucus – *слизь* и lysis – *растворение*. Способный растворять, разжижать слизь. Муколитическими свойствами обладают отхаркивающие препараты, например, бромгексин и мукалтин.

**Мукополисахаридозы.** От лат. mucus – *слизь*, греч. poly – *много*, сахар и -osis – *состояние*. Заболевания, обусловленные генетическими дефектами лизосомных ферментов, разрушающих протеогликаны (мукополисахариды), продукты которых накапливаются в *остаточных телах*, что приводит к необратимым повреждениям клеток и далее органов (*болезни накопления*).

**Мукоцеле.** От лат. (mucosa) – *слизистая оболочка* и cele – *грыжа*. Кистовидное разрастание придаточных пазух носа.

**Мукоциты.** От лат. mucus – *слизь* и греч. kytos – *клетка*. Эмбриональные стромальные клетки, продуцирующие межклеточный матрикс (его протеогликановый компонент), представляющий собой эктоплазму мукоцитов. Относятся к клеткам, создающим микроокружение и участвующим в детерминации дифференцировки эмбриональных и регионарных стволовых клеток (см. **Матрикс внеклеточный**).

**Мукрон.** От лат. mucro (micronis) – *острый кончик, остриё*. Морфологическая приспособительная структура у грегариин, расположенная на переднем отделе клетки (*протомерите*), служащая для закрепления в тканях хозяина и играющая роль “клеточного рта” (см. **Грегарины**). Синоним – *эпимерит*.

**Мультимеризация плазмид.** От лат. multum (multa) – *много* и греч. meros – *часть*. Процесс образования *коинтегратов*, содержащих несколько молекул плазмидной ДНК (несколько геномов плазмид). Является основной причиной нестабильности мультикопийных плазмид. В результате мультимеризации уменьшается число плазмидных репликаонов в клетке и при случайной сегрегации их в дочерние клетки возрастает вероятность образования клеток, не несущих плазмиды (см. **Коинтеграт**).

**Мультивезикулярные тельца.** От лат. multum – *много* и vesiculum – *пузырёк*. Вторичные лизосомы с большим числом видимых поглощённых пузырьков (см. **Лизосомы вторичные**).

**Мультикопийные плазмиды.** От лат. *multum* – *много* и *coria* – *множество*. Плазмиды, превышающие числом бактериальные “хромосомы”.

**Мультимерные белки.** От лат. *multum* – *много* и греч. *meros* – *часть*. Белки, состоящие из трёх и более субъединиц (до нескольких десятков), например, гемоглобин, молекула которого состоит из 4-х субъединиц.

**Мультиплексный.** От лат. *multiplex* – *сложный, составной, многообразный* (см. **Дуплекс, Триплекс**).

**Мультиполярные нейроны.** От лат. *multum* – *много* и *polaris* – *относящийся к полюсу*. Нейроны, преобладающие в ЦНС. позвоночных, и имеющие один аксон и сложную сеть множества дендритов (у двигательных нейронов спинного мозга до 10 тыс. дендритов, большая часть которых формирует “дендритное дерево” с отростками других нейронов) (см. **Клетки Пуркинье**).

**Мультипотентные клетки.** От лат. *multum* – *много* и *potentia* – *способность, возможность, сила*. Стволовые клетки на поздней стадии развития эмбриона, превращающиеся в *олигопотентные* клетки, способные давать начало только клеткам какого-то одного семейства, например, мышечным или костным. Мультипотентные и олигопотентные клетки постепенно превращаются в унипотентные клетки, а последние, в конце концов, в терминально дифференцированные клетки, многие из которых дальше уже не делятся. Развитие эмбриона млекопитающих – однонаправленный процесс, в ходе которого клетки теряют универсальность и становятся всё более специализированными (см. **Плюрипотентные клетки, Унипотентные клетки**).

**Муральная трофоэктодерма.** От лат. *murus* – *стена*. Трофическая эктодерма бластоцисты, не контактирующая непосредственно с внутренней клеточной массой (ВКМ).

**Муреин.** От лат. *muralis* – *стенной* < *murus*\* – *стена, вал*. Сеть гетерополимерных *пептидогликанов*, образующих ригидный (жесткий) слой бактериальной клеточной стенки, носящий название “мурейновый мешок”. У грамположительных бактерий (например, у *Staphylococcus aureus*) муреиновый мешок многослойный, тогда как у грамотрицательных бактерий (*Escherichia coli*) – однослойный. Пептидогликаны представляют собой чередующиеся цепи гликанов (N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмураминовой (мурамовой) кислоты\*\*), соединённые между собой поперечными сшивками, например, пентапептидными сшивками (пентагликановыми мостиками)\*\*\*. У грамотрицательных бактерий муреин располагается между цитоплазматической мембраной, оставляя узкое периплазматическое пространство, и наружной липополисахаридной (LPS) мембраной, покрытой капсулой, а у грамположительных – между плазматической мембраной и капсулой, в которой присутствует тейхоевые кислоты (см. **Тейхоевые кислоты**). Муреин формирует опорный каркас клеточной

стенки бактерий, т. е. придаёт клеткам физическую прочность и обеспечивает функцию защиты (см. **Пептидогликаны**). Синоним – *муропептид*.

\*Отсюда также произведён медицинский термин *интрамуральный* инфаркт (внутристеночный инфаркт); вспомните и фразеологизм “замуровать в стену”.

\*\*Простой эфир молочной кислоты и N-ацетилглюкозамина (3-лактил-N-ацетилглюкозамин).

\*\*\*Структура и состав поперечных мостиков (сшивок) у разных видов бактерий различаются.

**Мускарин.** От лат. *musca* – *муха*. Ядовитый алкалоид, содержащийся в грибах (в частности, в мухоморе (*Muscaria amanita*)). От мускарина получили своё обозначение мускариночувствительные М-холинорецепторы\* (химически управляемые ионные каналы)\*\*. Они представлены главным образом в гладких мышцах бронхов, желудочно-кишечного тракта, глаз, потовых желёз и в сердечной мышце. Мускариновый эффект снимается *атропином* (см. **Атропин**).

\*Другой тип холинергических рецепторов носит название *никотиновых рецепторов*, поскольку отвечает на алкалоид табака *никотин*.

\*\*По-другому, *лигандзависимые ионные каналы*.

**Мускус.** От лат. *muscus* < перс. *mušk* < санскр. *muskás* – *мошонка, яичко*. Пахучие выделения\* красно-бурого цвета и сложного химического состава, вырабатываемые особыми желёзами самцов кабарги (мускус кабарги содержит *мускон*), овцебыка (мускусного быка, *Ovibos moschatus*), бобра, крокодила и некоторых других животных, содержащие около 2% вещества *мускона* (метилциклопентадеканона). Мускус обладает стабилизирующим и облагораживающим действием на летучие ароматические вещества. Применяется в парфюмерии и фармакопее, однако 12 % людей не ощущают запах мускуса (см. **Аносмия, Мускусные железы, Феромоны половые**). Подобные вещества выделяют и некоторые растения, например, лекарственный дягиль.

\*Содержат половые аттрактанты (эпагоны) и вещества для мечения территории.

**Мускусные железы.** От лат. *muscus* < перс. *mušk* < санскр. *muskás* – *мошонка, яичко*. Пахучие железы кабарги\*, овцебыка и некоторых других млекопитающих, а также пресмыкающихся (например, крокодилов\*\* и черепах), обладающие резервуаром, в котором скапливается их летучий секрет (мускус), содержащий эпагоны. К этому же типу желёз относятся и пахучие железы выхухоли, ондатры, бобра (анальные железы бобра, образуют пахучий секрет “бобровую струю”, повышающий половую активность и издавна используются как афродизиак, а также в парфюмерии). Секреты пахучих желёз содержат макроциклические кетоны и используются животными для мечения территории, привлечения

особей другого пола (как химические сигналы, аттрактанты), а также для смазки шерсти.

\*У самцов кабарги мускусный мешок расположен на нижней стенке живота.

\*\*У крокодилов одна пара мускусных желёз расположена по бокам нижней челюсти, а другая открывается в клоаку.

**Муст\***. На языке хинди слово “must” означает *возбуждающий*. Секрет, выделяющийся во время гона у взрослых слонов-самцов из железы, расположенной между ухом и глазом (парной височной желёзы). Имеет очень сильный, непереносимо тяжёлый запах. Образование муста зависит от уровня тестостерона в крови животных (во время муста уровень тестостерона возрастает больше обычного в 60 раз!). Первый муст у молодого самца происходит, когда он достигает  $\frac{3}{4}$  массы взрослого самца (обычно в возрасте 15 лет). Во время муста у самцов резко возрастает агрессивность, в результате которой индийские слоны иногда убивают даже своих хозяев-погонщиков. Поэтому молодые незрелые самцы (подростки) пахнут мёдом и цветами; в противном случае зрелые самцы их растопчут. Термин муст также аналогичен слову *гон*, поэтому муст – это гон у слонов. *Муст – это накопившаяся агрессия, которая побеждает возраст, размер и иерархию в стаде.*

\*Слово муст означает также *виноградное сусло, молодое вино* (от ниж.-нем. Most < лат. mustum).

**Мутабельность.** От лат. muto – *менять, переменять* и англ. ability – *способность*. Способность организма (популяции) к мутированию. Уровень мутабельности подвергается спонтанным изменениям, как в сторону взлёта, так и падения частоты возникновения мутаций. Зависит от активности генов мутаторов (см. **Гены мутаторы**). При увеличении мутабельности повсеместность появления однотипных мутаций в изолированных популяциях, обеспечивающих выживание, является результатом действия отбора.

**Мутагены.** От лат. mutatio – *перемена, изменение* (muto – *менять, переменять*) и греч. “genan” – *порождать*. Физические и химические факторы внешней среды, вызывающие изменения в ДНК (увеличивающие частоту возникновения мутаций). Из физических факторов мутагенным действием обладают гамма, рентгеновские и ультрафиолетовые лучи. Все организмы на Земле в той или иной степени подвергаются воздействию космических лучей и радиоактивных элементов земной коры. Использование радиоактивных изотопов и рентгеновских лучей в процессе производственной, научной или иной деятельности человека, а также медицинские исследования увеличивают мутагенную нагрузку на отдельных людей. Несомненную угрозу представляют радиоактивные отходы атомных реакторов. Обладают мутагенным действием и многие химические соединения, к тому же некоторым из них присущи и канцерогенные свойства.

**Мутагенез.** От лат. *muto* – *менять, переменять* и греч. *genesis* – *рождение*. Процесс, приводящий к появлению мутаций (процесс, создающий разнообразие генов\*). Заслуга в открытии делимости гена под влиянием рентгеновских лучей принадлежит ученику и оппоненту главного “хромосомиста” начала XX века Т. Х. Моргана, неуживчивому американцу Герману Джо Мёллеру (Мюллеру)\*\* (*Hermann Joe Muller*, 1890–1967), которому удалось в 1926 г. получить серию мутаций у дрозофил, проявившихся морфологическими уродствами в следующем поколении.

\*Биологический мир стремится к разнообразию; оно источник его преобразований, причём преобразований *непредсказуемых*, в связи с чем, будущее всегда неясно, неопределённо и потому непредсказуемо.

\*\*В 1946 г. за работу по индуцированному (искусственному) мутагенезу Мёллер получил Нобелевскую премию. Следует отметить, что Мёллер учился у Николая Константиновича Кольцова (в 1933–1937 гг.).

**Мутагенез инсерционный.** От лат. *insertio* – *вставка, постановка*. Мутагенез, обусловленный способностью ретровирусов к включению своей ДНК в различные сайты генома клеток хозяина, в результате чего изменяется характер экспрессии генов. Классическим примером *инсерционного мутагенеза* является активация транскрипции (провирусное включение) протоонкогена *c-myc* в клетках В-лимфом у кур, индуцированных вирусом лейкоза птиц (ALV). Описаны также случаи провирусного включения, не связанные с трансформацией. Примером может быть встраивание в ген, определяющий светлую рецессивную окраску шерсти у мышей линии DBA/2J, определённого локуса эндогенного вируса лейкоза мышей (MuLV). Редкие мыши, ревертировавшие к нормальному фенотипу, утрачивают локус эндогенного провируса (см. **Эндогенные вирусы**).

**Мутагенное действие вирусов.** Некоторые патогенные вирусы человека обладают выраженным мутагенным и тератогенным (чаще эмбриопатическим) действием. К ним относятся: вирус коревой краснухи (его тератогенное воздействие впервые установил в 1941 г. австралийский окулист Грег), вирус эпидемического паротита (в просторечии “свинки”), вирус кори и некоторые другие вирусы. В культуре клеток человека эти вирусы вызывают хромосомные aberrации. Вирус цитомегалии может вызывать *фетопатии* (см. **Тератология**).

**Мутантные мыши WldS.** От англ. “slow Wallerian degeneration” – *медленное валлеровское перерождение*. Мутантные мыши, обладающие врождённой способностью к защите аксонов, обусловленной слиянием двух генов, кодирующих химерный белок, один из фрагментов которого необходим для эффективной работы системы выведения “шлаков” (см. **Протеосомы**) и фермента, ускоряющего синтез *никотинамидадениндинуклеотида* (НАД), который усиливает экспрессию

гена “выживания” – SIRT1 (см. **Сиртуины**). У таких мышей не только медленнее, чем у обычных животных, выходят из строя аксоны повреждённых нейронов, но они также более устойчивы к действию токсичных химиотерапевтических препаратов и у них реже возникают инфаркты в стрессовой обстановке (см. **Леммоциты**).

**Мутанты *dna***. Мутанты у бактерий, способные к синтезу ДНК (DNA) при температуре 37 °С, но не способные расти при более высокой температуре (42 °С).

**Мутатор**. От англ. mutator – *способствующий изменению* < лат. mutatus – *изменение, смена*. Термин, применяемый для обозначения мутации или мутантного гена, повышающего частоту мутаций (см. **Гены-мутаторы**).

**Мутаторсома**. От лат. mutatio – *изменение, перемена* и греч. soma – *тело*. Гипотетическая молекулярная машинка, содержащая *обратную транскриптазу*, ответственная за процесс *соматического гипермутирования* в зрелых В-лимфоцитах. Этот процесс протекает по следующей схеме. Мутаторсома использует несплайсированную промРНК перестроенных V(D)J генов как матрицу для синтеза кДНК, связываясь с участком стыковки, называемым “*локус-специфическое устройство DNAvo*”. Последнее позволяет ограничивать соматические гипермутации только варибельными областями (VDJ и VL) иммуноглобулиновых генов\*. Полученная кДНК-копия V(D)J-участка встраивается в хромосому и замещает исходный, немутированный V(D)J-участок за счёт процесса гомологичной рекомбинации (см. **Локус-специфическое устройство, Соматическое гипермутирование**). Синоним – RT-мутаторсома, где RT – *reverse transcriptase*.

\*Мутации не затрагивают промоторный и кэп-сайты, само “локус-специфическое устройство”, а также константную область (С-область) иммуноглобулиновых генов.

**Мутации\***. От лат. muto – *менять, переменять*, mutatio\*\* – *изменение, перемена*. Случайные (спонтанные, непредвиденные) или обусловленные факторами среды (индуцированные) изменения наследственных свойств организма – результат ошибок или “осечек”, неизбежных при спаривании оснований в процессе репликации. Мутации могут быть и неслучайными (см. **Мутации адаптивные**). Другими словами, мутации – это внезапные, *стойкие* изменения, *скачкообразно* возникающие отклонения во внешнем облике потомков, появление у них нового, не свойственного родителям признака. Мутации служат источником новой генетической информации, поскольку в той или иной степени затрагивают геном, детерминируя генетические различия между клетками или особями (индивидуумами). Следствием мутаций является возникновение организмов-мутантов, появляющихся независимо от среды, пригодной для их адаптации. Большинство мутантов менее жизнеспособны, чем дикий тип, и отсеиваются в процессе отбора. Биологическая роль мутаций заключается в том, что они являются

источником наследственной изменчивости организмов. Именно мутационный процесс приводит к *разнообразию* генов и создаёт условия для естественного отбора (соревнования генов). Поэтому, то, что сегодня оказалось отклонением, завтра может быть востребовано отбором и закрепится в популяции. Различают *генеративные мутации* – мутации в половых клетках, передающиеся по наследству и *соматические мутации* – мутации в клетках тела, которые потомкам не передаются. По характеру изменений в ДНК различают *генные*, *геномные* и *хромосомные* мутации. *Генные мутации* затрагивают последовательность нуклеотидов в гене. При *геномных мутациях* в клетках происходит изменение числа хромосом. При этом может происходить кратное увеличение (полиплоидия) или уменьшение числа хромосом, потеря одной или нескольких пар хромосом, или потеря (добавление) одной хромосомы (например, трисомия по 21 хромосоме при синдроме Дауна). При *хромосомных мутациях* происходит потеря сегмента (участка) хромосомы (или его удвоение), перенос сегмента на другую хромосому, переворачивание (инверсия) сегмента хромосомы или слияние двух хромосом. Поэтому при хромосомных мутациях различают *численные* и *структурные* изменения кариотипа. Первые также называются *геномными мутациями*, а вторые – *хромосомными абберациями*, или перестройками. Основная доля мутаций связана с изменениями структуры отдельных генов или других (не генных) сегментов ДНК, возникающими в результате ошибок\*\*\* при репликации. Эти изменения могут касаться одной нуклеотидной пары (потеря пары, вставка пары, замена одного нуклеотида в паре на другой – *точковые мутации*), или более протяженных участков. Мутации могут проявляться фенотипически или быть “молчащими” (нейтральными), т. е. не оказывать видимого влияния на организм.

Мутации делают гены разными, и только иногда плохими или вредными, приводящими к тяжёлым генетическим недугам. Другими словами, аллельная природа генов, т. е. разнообразие одних и тех же генов (их полиморфизм), в своей основе имеют мутационные механизмы (см. **Аллели**). Следует также отметить, что разные гены мутируют с различной частотой (условно, скоростью). Синоним – *сальтация* (от англ. saltation – скачок, прыжок), отсюда, сальтант (saltant) – *мутант* (термин применяется только для культур бактерий и грибов).

\*Чарльз Дарвин называл такие изменения *спортами* (от англ. sport – побег, резко отличающийся от остальных побегов данного растения). Рождением термина *мутация* мы обязаны голландскому ботанику и генетику из Амстердама (Нидерланды) Хуго (Гуго) де Фризу (1848–1935), который, изучая растение энотеру (*Oenotera Lamarckiana*, или “вечерняя примула”), наблюдал экземпляры, резко отличающиеся от остальных по какому-либо признаку. В 1900 г. эти внезапные наследственные перемены он и назвал *мутациями*, а изменённые растения *мутантами* (в первом томе своей книги “Мутационная теория”, 1901). Поэтому первоначально под мутациями понимали исключительно

изменения внешнего вида растений. Одновременно с де Фризом мутантные растения энотеры были обнаружены русским учёным С. И. Коржинским, который также сделал вывод о внезапном (скачкообразном) появлении новых форм. В микробиологии термин “мутации” впервые применил в 1912 г. Мартин Бейеринк (1851–1931) для обозначения происхождения “дочерних” узелков на поверхности бактериальных колоний.

\*\*Само слово “mutatio” зародилось ещё в древнеримской империи во времена императора Августа (63–14 гг. до н. э.), когда связь между городами осуществлялась пешими и конными гонцами. В городах, селениях и на перекрёстках крупных дорог существовали постоянные дворы (станции), которые назывались “*mansio posita in ...*” – буквально, *пристань в такой-то точке пути*. Между этими станциями имелись промежуточные остановки, где меняли лошадей – “mutatio” – смена, перемена.

Интересно отметить, что у древних евреев смерть обозначалась словом “мут”, а буква “м” была на 13-м месте в алфавите (вспомните понятие “чёртова дюжина”).

\*\*\*Природа генных мутаций обусловлена самим процессом копирования ДНК, в котором, несмотря на очень точный комплементарный, полуконсервативный механизм репликации, возможны ошибки. *Для интереса, попробуйте, без единой ошибки переписать раз двадцать текст, состоящий из 200–300 знаков!*

**Мутации адаптивные.** Мутации, появляющиеся с одинаково высокой частотой в определённых условиях культивирования бактерий. Появление таких мутаций было показано в экспериментах Кэирнса и соавторов\*, которые культивировали штамм бактерий *E. coli*, неспособных усваивать лактозу, в среде, где основным источником энергии была только лактоза. Оказалось, что в таких культурах с высокой частотой появляются устойчивые (приспособленные к новой среде) клетки с вполне определёнными мутациями, которые и назвали **адаптивными мутациями**, поскольку они помогают клеткам выживать. В процессах мутирования переменных областей генов иммуноглобулинов также явно присутствуют элементы “неслучайности”! (см. **Соматическое гипермутирование**).

\*J. Cairns et al., The origin of mutants. *Nature*. 1988, v. 335, p. 142–145.

**Мутации активирующие.** Мутации, превращающие клеточный протоонкоген в онкоген. Мутации, создающие доминантный аллель, влияющий на фенотип в присутствии аллеля дикого типа в гомологичной хромосоме (см. **Мутации инактивирующие**).

**Мутации генеративные.** Редкие мутации\*, возникающие в результате ошибок копирования при репликации ДНК в половых клетках (гаметах) и передающиеся потомкам.

\*Анализ геномов членов семей показал, что скорость возникновения новых мутаций в половых клетках у человека равна примерно  $10^{-8}$  на пару оснований в поколении (см. **Геном человека и Снипы**).

**Мутации “горячая точка”.** Мутации, ассоциированные с определённым заболеванием и обнаруживающиеся всегда в одном и том же сайте у разных индивидуумов (“горячей точкой” называют пару оснований в ДНК, в которой изменения возникают значительно чаще, чем в других местах). Такие мутации отличаются от *мутаций-основателя*, тем, что у разных индивидуумов, носителей мутации, последовательности, фланкирующие мутацию (как, впрочем, и другие части генома), могут различаться, и носители такой мутации не являются родственниками. Например, с мутацией “горячая точка” ассоциирована форма карликовости, называемая *ахондроплазией*, при которой изменяется 1138 пара оснований в гене, локализованном на коротком плече (*p*) хромосомы 4, и кодирующем рецептор фактора роста фибробластов 3 (*FGFR3*).

**Мутации замены одного нуклеотида.** Иначе, *точковые мутации*, приводящие к замене одного нуклеотида на другой (см. **Точковые мутации, Транзиция, Трансверсия, Миссенс-мутации, Нонсенс-мутации**). Точковые мутации могут менять также число сайтов рестрикции\*. Природа защищается от мутаций, при которых один нуклеотид замещается на другой, избыточностью генетического кода (его *вырожденностью*), поскольку одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими кодонами. Например, аланин кодируется четырьмя различными триплетами (GCU, GCC, GCA и GCG), а аргинин, лейцин и серин кодируются шестью кодонами каждый. Экспериментальный подход, основанный на замене одного нуклеотида, позволил расшифровать генетический код полностью уже к 1965 году. Отсюда стало ясно, что “грамматические ошибки” в генах могут приводить к очень серьёзным последствиям.

\*Например при серповидно-клеточной анемии точковая мутация в  $\beta$ -глобиновом гене нарушает сайт узнавания эндонуклеазы рестрикции MstII (GGACT↓CC → GGACACC), что позволяет идентифицировать носителей дефекта по более длинным рестрикционным фрагментам.

**Мутации доминантно-негативные.** Мутации, приводящие к появлению мутантного продукта, подавляющего (или редуцирующего) активность продукта, кодируемого аллелем дикого типа. Такие мутации характерны для генов, обычно кодирующих гомомультимерные белки, которые становятся неполноценными, если в их состав входит хотя бы одна мутантная субъединица.

**Мутации инактивирующие.** Мутации, “выключающие” одну копию гена опухолевого супрессора (TSG, антионкогена). При этом возникает рецессивный нулевой аллель, подавляемый аллелем дикого типа. Для проявления опухолевого фенотипа необходимо “выключение” и второго аллеля (оставшегося аллеля дикого типа). Чаще это происходит не из-за мутаций в этом аллеле, а благодаря процессу, называемому “потеря

гетерозиготности”, протекающему при участии механизма рекомбинации гомологичных хромосом в соматических клетках и последующей случайной их сегрегации (см. **Гетерозиготности потеря**).

**Мутации индуцированные.** От лат. *inductio* – *наведение, введение, ввод*. Мутации, возникающие под действием мутагенного фактора.

**Мутации конститутивные.** От лат. *constitutus* – *устроенный*. Буквально, основополагающие мутации. Мутации, нарушающие регуляцию экспрессии генов таким образом, что они начинают транскрибироваться постоянно (бесконтрольно).

**Мутации-leaky.** От англ. *leaky* – *имеющий течь*. Мутации, обеспечивающие сохранение остаточного уровня экспрессии (остаточных функций нормального гена). При этих мутациях изменение состава аминокислот в белке не полностью устраняет его активность. При этом считается, что мутация как бы “подтекает”.

**Мутации молчание.** Мутации, не изменяющие кодируемого мутировавшим геном продукта (см. **Синонимичные мутации**).

**Мутации неиндуцируемые.** Мутации, которые не могут быть специально индуцированы (см. **Неиндуцируемый мутант**).

**Мутации нейтральные.** Мутации, при которых замена аминокислоты не отражается на функциональной активности белка (не изменяются свойства мутантного белка). Другими словами, мутации, обычно не имеющие фенотипического проявления и не дающие носителям селективных преимуществ. Некоторые вредные мутации в генах могут не проявляться и выглядеть как нейтральные благодаря механизму последующего редактирования соответствующих РНК (другими словами, вредоносное действие мутации компенсируется редактированием РНК).

**Мутации прямые.** Мутации, способные инактивировать ген дикого типа.

**Мутации обратные\*.** Мутации, которые восстанавливают дикий фенотип, снимая действие мутации, инактивировавшей ген (см. **Супрессия**). Другими словами, мутации, восстанавливающие исходную нуклеотидную последовательность в гене. Синоним – *реверсии* (реверсивные мутации) (см. **Реверсия мутации**).

\*Впервые были обнаружены Н. В. Тимофеевым-Ресовским и Г. Мёллером. Обратные мутации подтвердили правильность представлений об аллельном состоянии генов без каких-либо переходных градаций (ген может находиться лишь в одном аллельном состоянии).

**Мутации ослабляющие.** Мутации в области промоторов генов, в результате которых способность к транскрипции, контролируемого промотором гена ослабляется или совсем утрачивается (см. **Мутации усиливающие**). Следует подчеркнуть, что эффективность транскрипции генов широко варьирует сама по себе, т. е. она регулируется в широких пределах.

**Мутации-основателя.** Наследственные мутации, “щадящие” своих носителей и обнаруживающиеся у потомков в ряду поколений всегда

в одном и том же сайте, т. е. передающиеся со своим окружением (сегментом ДНК), называемым *гаплотипом*, одинаковым у всех носителей. Обусловлено это тем, что носители мутации имеют одного общего предка, у которого возникла мутация и который поэтому называется *основателем*. У индивида-основателя гаплотипом служит вся хромосома, в которой возникла мутация. Поскольку полностью совпадающая область ДНК, окружающая мутацию, в поколениях потомков укорачивается в результате процесса рекомбинации (кроссинговера), по размерам гаплотипа можно оценить время возникновения мутации и проследить пути её географического распространения в субпопуляциях иногда на протяжении тысяч лет. С мутациями-основателя связаны наследственная *глухота* (мутация в гене *GJB2*), генетическая абберация, влияющая на чувство горького вкуса (чувствительность к *фенилтиокарбамиду*, ФТК)\*, наследственный *гемохроматоз*, *муковисцидоз* и *серповидно-клеточная анемия*. Обычно такие мутации по определённым биологическим причинам не элиминируются из популяции, а *сохраняются*, и в этом заключается их уникальность (см. **Гены чувствительности к фенилтиокарбамиду (ФТК), Муковисцидоз**).

\*75 % жителей Земли находят ФТК очень горьким веществом, а остальные 25 % так не считают, поскольку почти все они несут в гене, кодирующем рецептор к ФТК, изменения, доставшиеся им от одного предка-основателя, где бы сейчас не жили носители этого гена.

**Мутации петит.** От фр. *petite* – *малый, мелкий*. Мутации у дрожжей, не позволяющие им использовать несбраживаемые субстраты, например, глицерин. Приводят к отсутствию в клетках дыхательных ферментов – цитохромов *a* и *b*, а также некоторых дегидрогеназ, в результате чего мутанты, растущие на плотной среде, содержащей сбраживаемый сахар, образуют колонии меньшего размера, чем нормальные клетки (штаммы дикого типа). Установлено, что такие мутанты способны утилизировать соединения углерода только с помощью процесса брожения (т. е. анаэробным путём).

\*Обнаружены Эфрусси (В. Ephrussi) и Слонимским в 1953 г.

**Мутации полярные.** Нонсенс мутации, обнаруживающие полярный эффект. К таким мутациям относятся нонсенс мутации, возникающие в разных частях оперона, и соответственно, затрагивающие функционирование тех или иных генов, входящих в состав этого оперона.

**Мутации приобретения функции (gain of function).** Мутации, в результате которых ген или его продукт осуществляют то, что не делает нормальная аллель гена. Обычно такие мутации затрагивают регуляторные области гена, в результате чего ген может экспрессироваться не в тех клетках или не на той стадии развития в эмбриогенезе. Мутации приобретения функции часто относятся к *мутациям усиления функции*.

**Мутации в сайтах процессинга РНК.** Мутации, приводящие к аномальному сплайсингу РНК. С такими мутациями, например, связана  $\beta$ -талассемия.

\*Название этому классу мутантов было дано Эфрусси (B. Ephrussi, 1953).

**Мутации сдвига “рамки считывания” кодонов (“структурной рамки”).** Выпадение (потеря) или дополнительное включение (вставка) одного или нескольких нуклеотидов, не кратное трём. Мутации сдвига рамки считывания зачастую превращают в “мусор” весь текст, лежащий дальше мутации (down stream – *ниже по течению*), или, напротив, приводит к появлению нового гена в гене. Считается, что у человека более 35% генов считываются со сдвигом “рамки считывания”. Синоним (англ.) – *frameshift*.

**Мутации соматические.** От греч. soma – *тело*. Мутации, возникающие в любой клетке тела многоклеточного организма (незародышевой). Не передаются по наследству\*. Соматические мутации возникают постоянно, особенно в тканях с высоким уровнем заместительной пролиферативной активности клеток (чаще в эпителиальных тканях). Почти все опухолевые процессы ассоциированы с соматическими мутациями в онкогенах, генах супрессорах-опухолей или генах, отвечающих за репарацию ДНК, локализованных в клетках сомы.

\*Исключение, по-видимому, составляют вариабельные участки иммуноглобулиновых генов (см. **Обратная связь сомы и зародышевой линии, Соматическое гипермутирование**).

**Мутации спонтанные.** От лат. spontaneus – *самопроизвольный*. Мутации, возникающие в нормальных условиях самопроизвольно, без видимой причины. Имеют ненаправленный (случайный) характер. Их частоты у организмов всех видов обычно очень малы (от  $10^{-10}$  до  $10^{-4}$  на один ген).

**Мутации супрессорные.** От англ. suppressor – *подавитель* < “suppress” – *сдерживать, подавлять*. Мутации, восстанавливающие признак дикого типа, но не являющиеся истинными обратными мутациями.

**Мутация точковая (точечная).** Замена одного основания в последовательности ДНК, приводящая к изменению одной пары оснований. Другими, словами, изменение последовательности, затрагивающее только одну пару оснований. Например, замена основания С на любое из трёх других оснований А, G и T (см. **Мутации замены одного нуклеотида, Транзиция, Трансверсия**). Синоним – *трансгенация\**.

\*Термин был введён ещё К. Бриджесом (C. V. Bridges, 1923).

**Мутации усиливающие.** Мутации, приводящие к увеличению частоты инициации транскрипции с мутировавшего промотора.

Происходят значительно реже, чем мутации ослабляющие (см. **Мутации ослабляющие**)..

**Мутации хромосомные.** Принято считать, что *это* видимые структурные изменения хромосом, проявляющиеся в утрате, добавлении или перестановке участков хромосом, в отличие от генных мутаций, происходящих внутри одного гена. На самом деле трудно провести чёткое разделение между этими типами мутаций, поскольку генные мутации могут быть результатом *микроделеций*, т. е. представлять собой незначительные хромосомные мутации. Видимые хромосомные повреждения называются также *хромосомными aberrациями*. Aberrации подразделяются на “нестабильные” (первичные) и “стабильные” (вторичные). Нестабильность обусловлена утратой aberrантной хромосомы, вследствие её неспособности прикрепляться к нитям веретена при делении клетки. Напротив, стабильные aberrации сохраняются в делящихся клетках в течение длительного времени (см. **Хромосомные перестройки**).

**Мутирующие сайты.** Участки ДНК (хромосомы), в которых происходят мутации. Каждый мутирующий сайт может существовать в нескольких альтернативных вариантах.

**Мутуализм.** От лат. *mutuus* – *взаимный*. Форма симбиоза, при которой каждый из сожительствающих организмов (симбионтов) приносит определённую пользу другому (иначе, взаимовыгодное сожительство, или *симбиотический мутуализм*). Пример мутуализма – дерево *цикропия* и муравьи-ацтеки. Последние живут в древесине дерева и защищают его от насекомых вредителей, а дерево питает муравьёв, специальными выделениями в виде белых крупинок у основания листьев. Ещё один паразитический вид симбиотического мутуализма был открыт в 2016 г. учёными Кембриджского университета (Великобритания). Они обнаружили, что вирус огуречной мозаики, поражая растения, изменяет их запахи таким образом, что они становятся более привлекательными для опылителей – пчёл и шмелей. Поучается, что вирус таким образом “вознаграждает” восприимчивые к заболеванию растения плодovitостью, спасаясь, тем самым, от собственного исчезновения. Оказалось, что в дикой природе происходит то же самое; опылители предпочитают посещать поражённые, а не здоровые растения, что позволяет вирусу избегать естественного отбора на устойчивость растений к вирусному заболеванию (см. **Коэволюция, Симбиоз**).

**Муцины.** От лат. *mucus* – *слизь, сопля*. Секреты слизистых железистых клеток, содержащие *мукополисахариды* и высокогликозилированные белки, экспонированные на клеточной поверхности. К муцинам относятся выделения слизистых оболочек дыхательных путей, пищеварительного канала, уретры и прочих полых органов. Муцины также содержатся в основном веществе соединительной ткани. В иммунной системе муцины участвуют в процессах миграции

лимфоцитов, взаимодействуя с L-селектинами мигрирующих клеток (см. **Мукоиды, Селектины**).

**Муциформный.** От лат. *mucilago* – *слизь* и *forme* – *форма*. Слизеподобный (см. **Муцины**).

**Мушиный фактор.** Пахучее вещество, которое выделяют в окружающий воздух комнатные мухи *Musca domestica*, садясь на источник обильной пищи. Его запах привлекает других особей того же вида (см. **Эпагоны**).

**Мышцы\*.** Органы тела животных и человека, состоящие из мышечной ткани. Образованы особыми мышечными клетками *миоцитами*, снабжёнными электрохимическими “двигателями”, обеспечивающими разнообразные формы двигательной активности. В совокупности мышцы формируют мышечную систему. У человека насчитывается 656 скелетных мышц, приспособленных для выполнения механической работы и составляющих в целом около 40% массы тела. В зависимости от строения мышечных клеток различают *гладкие мышцы* (формируют *висцеральную* мускулатуру) и *поперечно-полосатые мышцы*, образующие скелетную произвольную и *париетальную* (пристеночную) мускулатуру (входят в состав стенок полостей тела и некоторых внутренних органов). Выделяют ещё и сердечную мышцу. Мышцы образованы из особого вида тканей, способных к сокращению и расслаблению с изменением длины, и состоят из множества удлинённых синцитиальных клеток, называемых мышечными волокнами. Волокна сгруппированы в пучки, покрытые сверху соединительной тканью, которая формирует оболочки (фасции), в которых различают структуры, называемые *эпимизий*, *перимизий* и *эндомизий*. Каждое мышечное волокно содержит сотни или тысячи миофибрилл, в которых функциональной единицей является саркомер(а). Каждый саркомер состоит из белковых волокон двух типов – миозина и актина, взаимодействующих таким образом, что они способны скользить друг по другу с проникновением волокон миозина между волокнами актина (см. **Саркомер**). Мышечную ткань подразделяют на два вида, различающихся по характеру энергетического обмена и функциональным свойствам. Красные мышцы, состоят из медленно сокращающихся и долго не утомляющихся мышечных волокон. Энергетика таких волокон обеспечивается за счёт процесса окислительного фосфорилирования. Красный цвет ткани обусловлен хорошей васкуляризацией (плотной сетью кровеносных сосудов и гемоглобином), а также большим количеством митохондрий, содержащих цитохромы. Быстрые (взрывные по работоспособности) белые волокна содержат значительно меньше митохондрий и способны сокращаться непродолжительное время и быстро накапливают лактат за счёт ферментативного гликолиза. Соотношение видов мышечной ткани у отдельных индивидуумов различно и генетически предопределено, поэтому способности к выполнению физической работы также широко варьируют.

\*Происхождение слова *мышца*, также как и слова, *мускул* (muscul), связано со словом *мышь* (латинским mus, muris, английским mouse, mice – *мышь*). Русское слово *мышь* восходит к древнеиндийскому “мушати”, что означает “ворует”, т. е. *мышь* имела вполне справедливое прозвище *воровка*. По представлениям древних людей, сокращение работающей, хорошо развитой мышцы (например, двуглавой – бицепса), напоминает движение мыши под кожей. Это образное сравнение и легло в основу словообразования.

У древних римлян было божество, укрепляющее мышцы, – Carna; от его имени произошли биохимические термины *карнозин* (дипептид аминокислот аланила и гистидина) и *карнитин* (витамин). Самые сильные и эффективно работающие мышцы – это летательные мышцы насекомых. Мышцы животных также сильнее, чем у человека.

*В биологии очень много правил, но  
ещё больше исключений из них.*

## Н

*“Выслушивайте все суждения,  
претендующие на истину,  
а затем подвергайте их сомнению”.*

Дейвид Рисмэн (амер. социолог).

**Надир.** От араб. nadir (nazir) – *напротив*. В медицине и биологии – период крайнего упадка жизненных сил.

**Нанизм.** Nanism (nanizm). От лат. nanus (греч. nanos) – *маленький* (англ. dwarfism – *карликовость*). Очень низкий рост, вызванный недостаточностью образования в период усиленного роста ребёнка передней долей гипофиза соматотропного гормона (гормона роста, ГР). Карликовость при нанизме называется “нормальной”, поскольку у таких людей сохраняются нормальные пропорции тела. При этом типе гипофизарной карликовости\* обычно снижен и уровень *соматомедина С* (Sm-C или инсулиноподобного фактора роста-I, IGF-I). Особый вид карликовости характерен для пигмеев тропической Африки\*\* (например, конголезских пигмеев или камерунских пигмеев *мбути*) и связан с наследственным дефектом гена соматомедина С, в результате чего наблюдается низкое содержание в крови IGF-I. В то же время для пигмеев характерны нормальные уровни ГР и IGF-II. В результате отсутствует ответ хрящевой ткани\*\*\* на нормальный уровень гормона роста. Особый вид карликовости развивается при низком уровне обоих инсулиноподобных факторов роста в плазме (соматомединов), но высоком уровне ГР (соматотропина). Он характерен для *карликов Ларона\*\*\*\**. Причиной этого отклонения является мутация в гене рецептора соматотропного гормона (см. **Соматомедины**, а также **Малярия**). Наконец, задержка роста

может быть обусловлена комбинированным иммунодефицитом, а также в некоторых случаях связана с кретинизмом (см. **Кретинизм, Аппозиционный рост, Эндемический зоб**).

\*Этот тип карликовости называют питуитарной карликовостью, или синдромом Лорена-Леви (Logain-Levi) (см. **Питуитарный**).

\*\*Африканские пигмеи, или *негрилли* (представители негрильской расы) – обитатели бассейнов рек Конго и Уэле, а в недавнем прошлом – всей Центральной Африки. Слово “пигмей” образовано от греч. *pygmaios* – *величиной с кулак*. Азиатских пигмеев, живущих на Андаманских и Филиппинских островах, а также в лесных джунглях полуострова Малакка, называют *негритосами*. Они относятся к расе австралоидов.

\*\*\*Для хондроцитов оба IGF являются *факторами компетентности*, и только при наличии в среде этих факторов роста, а также фактора роста эпидермиса (EGF), который является для хондроцитов *фактором прогрессии*, клетки хрящевой ткани вступают в митотический цикл и пролиферируют.

\*\*\*\*Лароновский тип карликовости (синдром Ларона) характерен в основном для евреев-сефардов – представителей семитских народов Ближнего Востока. Синдром впервые описан в 1950 году израильским детским врачом-эндокринологом Цви Лароном (Z. Laron, р. 1927). Лароновский тип отличается от других типов карликовости очень тонкими трубчатыми костями и тонкими костями черепа, выступающим лбом, крохотным подбородком и проваленной переносицей. В отсутствие лечения рост людей, страдающих этим заболеванием, составляет 1,2–1,3 м. Но самое удивительное то, что карлики Ларона, по-видимому, устойчивы к раку и неподвержены диабету! Подобным отклонением также характеризуются потомки *конверсос* – евреев-сефардов – выходцев из Испании и Португалии, живущих в нескольких эквадорских деревнях, расположенных на юге провинции Лоха в Андах\*\*\*\*\*.

\*\*\*\*\*Эквадор – государство на Северо-Западе Южной Америки, населённое преимущественно метисами (креолами и мулатами) – потомками испанских колонистов, смешавшихся с индейцами и неграми (см. **Метисы**).

**Наноантитела.** От англ. *nanobodies*, где греч. *nanos* – *маленький, крохотный* и англ. *bodies* – *тела*. Однодоменные антиген-узнающие переменные фрагменты особых антител\*, обнаруженные в 1993 г. бельгийскими учёными у представителей семейства верблюдовых (верблюдов и альпак). В норме присутствуют, наряду с обычными антителами, в крови верблюдов. Наноантитела были обнаружены также у некоторых видов хрящевых рыб (акул и химер). Это самые миниатюрные из всех известных белков, обладающих антиген-связывающими свойствами. Отсюда и возникло их название. Высокая специфичность, меньшая трудоёмкость и цена\*\* получения наноантител открывают широкие перспективы их использования в клинической практике\*\*\* и для решения различных биотехнологических задач. Синоним – *нанотела*.

\*Уникальные антитела, упрощённые по своей структуре, способные узнавать определённые антигены. Отличаются от обычных иммуноглобулинов, состоящих из 4-х цепей (двух тяжёлых и двух лёгких), наличием только одной укороченной тяжёлой цепи (12–15 kDa). Из-за своего миниатюрного размера способны узнавать и связывать принципиально новые участки антигенов, недоступные обычным иммуноглобулинам. Показано также, что наноантитела могут проходить, не разрушаясь, желудочно-кишечный тракт, что позволяет их использовать в виде таблеток!

\*\*Генно-инженерные наноантитела могут быть наработаны в бактериях или дрожжах.

\*\*\*Российскими учёными ведутся работы по созданию наноантител препятствующих процессу неоангиогенеза, индуцированного фактором роста эндотелия сосудов. По направленности действия эти антитела можно рассматривать как антиопухолевые.

**Нанобактерии.** От греч. *nanos* (лат. *nanus*) – *маленький, крохотный*. Первоначально были признаны мельчайшими патогенами (поперечный размер ископаемых нанобактерий составляет 10–200 нм, при этом размер прокариотических рибосомы 20×17×17 нм), однако в настоящее время их считают неживыми объектами. И хотя они влияют на здоровье человека, но представляют собой минерало-органические (минерало-белковые) комплексы.

**Нанобионика.** От греч. *nanos* – *маленький*, *bios* – *жизнь* и суффикс “ика” (см. **Бионика**). Новое направление в биоинженерии, позволяющее создавать *нанобионические* растения, обладающие не характерными для них от природы свойствами (например, хемобиосенсорными), путём внедрения в клетки специальных наночастиц.

Так в 2016 г. в MIT (США) был создан шпинат, содержащий в листьях углеродные нанотрубки, в результате чего растение было превращено в биосенсор, выявляющий взрывчатые вещества, полученные на основе нитроароматических соединений. Если такое вещество присутствует в грунтовой воде, то нанотрубки начинают флуоресцировать и их свечение может быть зарегистрировано инфракрасной камерой, которая, обладая передающим устройством, отправит соответствующее уведомление заинтересованному адресату.

**Наноид.** От греч. *nanos* – *маленький, крохотный* и греч. *eidos* – *сходство, подобие*. Буквально, *подобный карлику* (англ. *dwarfism* – *карликовость*, а *dwarf* – *карлик, гном*). Низкорослый организм (недоросший до своего нормального роста).

**Наномедицина.** Не очень удачный, но уже закрепившийся термин\*, обозначающий область медицины, в которой применяют искусственно сконструированные макромолекулы и наночастицы размером от  $10^{-6}$  до  $10^{-9}$  метра для диагностики и лечения болезней, а также для репарации повреждённых тканей.

\*Лучше использовать понятие “нанотехнологии в медицине”.

**Нанонасекомые.** От греч. *nanos* – *маленький, крохотный*. Самые маленькие из существующих в природе многоклеточных организмов (например, *Dicopomorpha echmepterygis*, *Megaphragma tumaripenne*). Размеры их тела (около 200 мкм) сопоставимы с размерами одноклеточных организмов, таких как *Amoeba proteus* или *Paramecium caudatum*. Эволюция нанонасекомых пошла по пути минимизации (миниатюризации) органов и систем органов с сохранением способности к полноценному функционированию. При этом обязательно остаются половая и нервная системы, причём последняя имеет свои структурные и морфологические особенности (см. **Нейроны безъядерные**). Их строение можно охарактеризовать словами – простота, перетекающая в сложность, и сложность, основанная на простоте. Способы их существования резко отличаются от тех, что кажутся привычными для нас. Они плавают в воздухе\* и ходят по воде, а, провалившись, не могут выбраться. У многих из них нет сердца и кровеносной системы; при таких малых размерах тела их наличие бессмысленно\*\*, поскольку все физиологические процессы и метаболические функции эффективно обеспечиваются механизмами диффузии.

\*Летающие формы имеют специфический крыльевой аппарат, который представлен жилкой со щетинками, расположенными по периметру крыла. У них, по-видимому, совершенно другая аэродинамика и другой механизм полёта.

\*\*Капиллярные эффекты делают невозможной циркуляцию гемолимфы по сосудам.

**Нанотрубки биологические.** От греч. *nanos* – *маленький, крохотный*. Созданы пептиды, способные к самосборке в нанотрубки, на наружной стороне которых преобладает аминокислотная последовательность, названная IKVAV, которая способствует росту нейронов. Подобные опорные структуры могут удерживать в себе стволовые клетки и дают им сигналы к делению и дифференцировке в нейроны.

**Нарингин.** Горькое на вкус соединение, содержащееся в плёнках плодов грейпфрута (*Citrus paradisi*), обладающее способностью снижать аппетит и увеличивать скорость жирового обмена.

**Наркоз (narkosis).** От греч. *narke* (*narkoticos*) – *оцепенение, онемение*. 1. Искусственно вызванное обратимое состояние ЦНС, сопровождающееся потерей сознания и эффектом обезболивания, что позволяет использовать наркоз в различных областях медицины. Термин используется для обозначения обратимого общего подавления (депрессии) возбудимости нейронов коры головного мозга и некоторых подкорковых зон (прежде всего, ретикулярной формации мозга). 2. Способ обезболивания (анестезии), обездвиживания человека и стабилизации у него артериального давления с целью проведения хирургического вмешательства (см. **Анестезия**). Наркоз вызывают с помощью специальных веществ – общих анестетиков (наркотических препаратов).

Наркоз может быть ингаляционным\*, когда анестетики поступают в организм через лёгкие (вдыхание смеси воздуха или кислорода с наркотическим веществом), или неингаляционным, когда анестетики вводят через вены в кровь, в прямую кишку, в спинномозговую жидкость или в мышцы. В настоящее время в сочетании с анестетиками используются и вещества *миорелаксанты* (см. **Миорелаксанты**). Действие наркотических веществ позволяет посмотреть на сон как на свойство мозга, при котором он изолируется сам от себя, выключая сенсорные функции, и переходит на облуживание внутренних потребностей организма или, может, только самого себя (предположение основано на данных о высокой электрической активности мозга во сне).

\*От лат. *inhalo* – *вдыхаю*.

**Нарколепсия.** От греч. *narke* – *оцепенение*, *lepis* – *приступ* и *-ia* – *условия*. Сильная дневная сонливость. В настоящее время для лечения нарколепсии FDA разрешило применение препарата *модафинила*, который психиатры назначают пациентам для поднятия настроения, улучшения умственной деятельности, снижения потребности во сне и лечения депрессии.

**Нарколептики.** От греч. *narke* – *оцепенение* и *lepis* – *приступ* (*leptos* – *узкий*). 1. Люди, страдающие нарколепсией. 2. Наркотические вещества (препараты).

**Наркотики.** От греч. *narke* (*narkoticos*) – *оцепенение*. Любое вещество с потенциальным анальгезирующим и ступорозным действием, сочетающимся со значительными колебаниями настроения, влияющее на поведение и вызывающее при повторном приёме (введении) возникновение зависимости. Для медицинских целей наибольшее применение получил опиоид *морфин*, приготовляемый из опийного мака *Papaver somniferus* (мак снотворный). Антагонистом опиоидных средств является *натрексон* гидрохлорид (*natrexone*).

**Наследственность.** Свойство организма сохранять и передавать признаки от родителя потомку (наследственность – это “то, что сохраняет”). Или, по-другому, наследственность – это *изменяемая* и одновременно *сохраняемая* генетическая программа, обеспечивающая передачу признаков в поколениях. Наследственность предполагает, что генетический материал (ДНК) может передаваться от поколения к поколению в неизменном виде. Вся система экспрессии генов, выраженная через систему кодирования, организована таким образом, чтобы стабилизировать фенотип, ослабляя действие мутационного процесса (чтобы защитить организм от последствий, зачастую, разрушительных мутаций). Известный нам генетический код устроен так, что обеспечивает особую надёжность всей системы белкового синтеза (см. **Вырожденность кода**).

**Наследуемость.** Фенотипическая изменчивость в популяции, обусловленная генетической изменчивостью. Оценивается с помощью *коэффициента наследуемости*, т. е. долей генотипической дисперсии

признака в общей его дисперсии. Для определения *коэффициента наследуемости* дисперсию раскладывают на компоненты, зависящие от генотипа и от среды.

**Настии.** От греч. *nastos* – *уплотнённый*. Двигательные реакции (тургорные движения) растений на действие внешних раздражителей (прикосновения, изменения температуры, влажности, освещённости и т. д.), не относящиеся к ориентационным движениям. Их направленность определяется структурой реагирующего органа и является результатом неодинакового деления клеток на верхней и нижней стороне органа, а главное, неравномерного и быстрого изменения в них тургора (осмотического давления)\*, приводящего, например, у мимозы (*Mimosa pudica*)\*\* к изгибу в основании черешка и листочков при прикосновении к ним. Различают следующие настии: *сейсмонастии* (у мимозы и насекомоядных растений), *термонастии* (у тюльпана), *фотонастии* (у кувшинки) (см. **Тропизмы**).

\*Изменение связано с затратой энергии АТФ.

\*\*От греч. *mimos* – *подражатель* и лат. *pudica* – *стыдливый, целомудренный, скромный*.

**Насцентный белок.** От англ. *nascent* – *рождающийся* < лат. *nascentia* – *рождение* < *nascer* – *рождаться, происходить*. 1. Не полностью синтезированный белок. Его полипептидная молекула ещё связана с тРНК и через неё с рибосомой. 2. Новообразованный белок.

**Нативно несвёрнутые белки.** От лат. *nativus* – *прирождённый*. Белки, существующие в клетках без жёсткой пространственной организации. Становятся структурированными лишь при взаимодействии с различными соединениями или другими белками. К таким белкам могут относиться, например, металлсвязывающие белки такие как небольшие по размерам белки семейства S100\*, обычно существующие в димерной форме. Эти белки способны связывать около двух сотен других белков, что является признаком *нативной несвёрнутости*.

\*Белки S100 в настоящее время используются как маркёры в диагностике многих заболеваний.

**Нативный.** От лат. *nativus* – *прирождённый*, в общем смысле *нетронутый*. Например, нативная конформация белка. Изменение нативной конформации белка, не сопровождающееся разрывом ковалентных связей, называется *денатурацией*.

**Натуральные киллеры.** Лимфоцитоподобные клетки – компонент неспецифического врождённого иммунитета, способные уничтожать вирус-инфицированные и некоторые трансформированные (опухолевые) клетки (см. **ЛАК-клетки**). Синонимы – *естественные киллеры*, *НК-клетки*.

**Науплиус.** От греч. *nauplios* – *плавающее животное с панцирем* < *nauta* – *морской*. Планктонная личинка многих низших членистоногих и ракообразных. Для неё характерно несегментированное тело с тремя парами придатков – одноветвистых чувствительных антеннул,

расположенных впереди рта, и двуветвистых антенн и жвал, расположенных позади рта. Первые шесть из двенадцати возрастов (линек) развивающегося циклопа представлены *науплиусами* (личинки *науплиального* возраста – *ортонауплиусы* и *метанауплиусы*).

**Наутилус.** От лат. *nautilus* – *кораблик* < греч. *nauticus* – *морской*. Личинка низших ракообразных.

**Наяда\***. От греч. *naias* < *nao* – *течь*. Преимагинальная стадия линьки (развития, онтогенеза) у некоторых насекомых, таких как стрекозы, подёнки, веснянки, у которых отсутствует стадия куколки. Наяды стрекоз – хищные водные личинки, имеющие ротовой аппарат с сильно вытянутой нижней губой, превращённый в орган захвата пищи – *маску*, недоразвитый половой аппарат и не имеющие крыльев. Из наяд в результате последней линьки выходят взрослые особи. Синоним – *нимфа* (см. **Нимфа**).

\*В греческой мифологии *наяды* – нимфы пресных вод (рек, ручьёв и озёр). Соответствуют славянским русалкам.

**Неамин.** От *нематода* и *амин*. Соединение, выделяемое почвенными нематодами, стимулирующее образование у почвенных плесневых грибов-копрофилов ловчих органов – *гаррот* (см. **Копрофилы**).

**Неандертальцы\***. Древние люди – классические *гоминины* рода *Homo neanderthalensis*, или *Homo primigenius*, появившиеся на территории Европы и Азии около 300–140 тыс. лет назад (см. **Гоминины**). Предполагается, что неандертальцы и люди произошли от общего предка примерно 700 тысяч лет назад. В течение многих лет неандертальцы считались архаичным видом людей, окончательно исчезнувшим по непонятным причинам примерно 25–28 тыс. лет назад. Одна из гипотез говорит о том, что у неандертальцев произошла мутация в Y-хромосоме, в результате чего мужской зародыш начал отторгаться из матки беременных женщин, что катастрофически сказалось на репродуктивной способности вида. (Предполагают также, что вымирание неандертальцев было обусловлено катастрофическими последствиями для климата Евразии, вызванными извержением вулкана Тоба на Суматре, произошедшем 73 тыс. лет назад.) Считается, что неандертальцы в Европе, как и сапиенсы в Африке (в последующем европейские кроманьонцы) были потомками “гейдельбергского человека”, который, в свою очередь, произошёл от одной из ветвей эректусов, и отличались от людей современного типа рядом анатомических признаков – массивным скелетом с укороченными конечностями, покатым лбом, сильно развитыми надглазными валиками, отсутствием подбородочного выступа и деталями строения зубной системы. Кроме того, они были белокожими, рыжеволосыми и голубоглазыми. В то же время по объёму мозгового черепа неандертальцы превосходили человека современного анатомического типа. Их мозг отличался от нашего мозга также и по форме. Сравнение *эндокранов* раннего современного человека (кроманьонца) и неандертальца показало, что на момент рождения объём черепа у обоих видов был одинаковым, и оба имели удлинённую его

форму. Однако, затем у *Homo sapiens* в первый год жизни эндокран приобретал куполообразную форму, тогда как у неандертальца он оставался вытянутым в переднезаднем направлении, т. е. имел долихоцефалическую форму (см. Эндокран). Это говорит о том, что в постнатальном периоде у человека появилась дополнительная фаза развития черепа, скорее всего, отразившаяся на внутренней организации мозга, от которой в большей степени, чем от его размеров зависят когнитивные способности и уровень интеллекта. Неандертальцы, несомненно, были хорошо адаптированы к холоду (им досталось тяжёлое бремя ледникового периода) и жили на очень обширной территории Европы, Ближнего востока и частично в Азии небольшими, генетически родственными популяциями, что приводило к такому явлению как дрейф генов (см. Дрейф генов). Кстати, неандертальцы, по-видимому, питались в основном мясом, что не способствовало их эволюционному успеху. (Интересно отметить, что современные эскимосы демонстрируют аналогичные адаптации к холоду.) В мае 2010 г. было объявлено о частичной (на 60%) расшифровке генома неандертальца и проведении сравнения его с геномом человека. Оказалось, что два генома идентичны по структурным генам, как минимум на 99,5 %. В результате анализа геномов учёные пришли к выводу, что неандертальцы принадлежат к отдельному виду людей, который не мог быть нашим непосредственным предком. (Ещё раньше на основании сравнения митохондриальной ДНК неандертальца и современного человека были сделаны такие же выводы.) В то же время обнаружилась одна очень пикантная неожиданность\*\*. Сравнение геномов также показало, что с тех пор, как разделились два вида\*\*\*, в геноме человека адаптационно изменились не меньше 200 его участков, отвечающих за формирование скелета (изменённую форму черепа и меньшую массивность скелета, включая лицевую часть), особенности метаболизма и, главное, развитие мозга. Считается, что неандертальцы были поглощены и истреблены человеком современного вида *Homo sapiens*, а возможно, и частично ассимилированы. Несомненно, что каннибализм был неотъемлемой чертой всей истории человеческого рода. Изучение артефактов, обнаруженных в пещерах Нерха в Андалузии (юг Испании) и Куэва-де-лос-Авионес (северо-восток Испании), а также на стоянке Сент-Сезер и в шательперовском слое Гротт-дю-Ренн во Франции, показало, что неандертальцы были способны к символическому мышлению, воображению и обладали художественными способностями, не меньшими, чем у *Homo sapiens*. Другими словами, неандертальцы, отличаясь анатомически от первых людей современного типа, интеллектуально были развиты не хуже, хотя их мировосприятие, скорее всего, было иным, чем у людей современного типа.

Если задать вопрос, идёт ли эволюция человека сейчас, то на него может быть дан следующий ответ: нас ещё ожидают серьёзные эволюционные пертурбации и, возможно, наша эволюция пойдёт не совсем

тем курсом, который ожидают биологи (см. **Алу-повторы**). Установлено, что в каждом новом поколении накапливается больше мутаций, чем в предыдущем. При этом следует отметить, что множественные малые дефекты в целом для популяции намного вреднее, чем редко возникающие большие генетические повреждения. Кроме того, эволюция человека как биологического вида идёт через ускоренную эволюцию среды обитания\*\*\*\*. Мы перешли уже к новой форме жизни, основанной на знаниях и технологиях. Наконец, мы находимся на пороге новых искусственных форм эволюции – генно-инженерной и кибернетической.

\*Своё название *неандертальцы* получили от места первой находки в 1856 г. ископаемых скелетных останков в пещере Фельдгофер (недалеко от немецкого города Дюссельдорфа), в которой рабочие добывали известняк. Пещера находится в долине одного из притоков Рейна – в ущелье “Neandertal”, названном в честь знаменитого в Германии пастора Неандера. Неандертальцев также называют *палеоантропами*, что в переводе с греческого языка означает “древние люди”. С Рейном связана ещё одна находка, но уже 2017 г., поставившая палеоантропологию в тупик, – это находка останков австралопитека, жившего более 4,5 млн. лет назад! Не означает ли это, что мы родом вовсе не из Африки? (см. **Гоминины**).

\*\*Сравнение геномов человека и неандертальца показало, что примерно 50–60 тыс. лет назад два вида образовывали “супружеские пары” и происходили такие встречи на Ближнем востоке, где оба вида поочередно занимали одни и те же пещеры\*\*\*\*\*. В пещерах под названием Эс-Схул (Схул), Мислия и Кармель (одноимённое название носит гора Кармель около г. Хайфа), Кафзех, Палех (также гора) и Табун в Палестине и Израиле найдены захоронения странных людей, которые можно отнести к метисам неандертальца и человека современного типа. При этом обнаружено, что женские черепа по форме неандертальские, а мужские – кроманьонские. Это одна из интригующих загадок пола. В результате учёные были вынуждены признать, что во всех ныне живущих людях, исключая только истинных африканцев, есть кое-что от неандертальцев. И это кое-что у европеоидов составляет ~2,8% ядерного генома. К генам, доставшимся и оставшимся у нас от неандертальцев, относятся гены, кодирующие некоторые рецепторы Т-лимфоцитов (гены TLR-1, 6 и 10), гены, отвечающие за формирование кожи, такие как гены *инволюкрина* и некоторых *кератинов*, а также ген IDA (см. **Инволюкрин, Эпидермис**). Однако, в геноме европеоидов нет последовательностей от денисовцев, а вот в геноме китайцев таких участков примерно 0,1 %. В то же время в геномах меланезийцев, в частности, жителей Папуа-Новая Гвинея 1,11% ДНК денисовского происхождения, а неандертальская ДНК составляет 2,74%. В геномах представителей славянских народов одни участки более “родственны” современным европейцам, а другие – современным африканцам и между этими последовательностями ДНК встречаются участки, которые больше

напоминают ДНК неандертальцев. Отсюда видно, что геномы ныне живущих людей представляют собой генетическую мозаику, и это позволяет предположить, что ускоренная эволюция человека была, скорее всего, вызвана межвидовой гибридизацией. Однако в 2017 г. появились данные, говорящие о том, что присутствие в геноме кроманьонцев неандертальских генов, напротив, не столько помогало адаптироваться к новым евразийским условиям, сколько мешало их развитию, в результате чего недавняя эволюция *Homo sapiens* сопровождалась массовой потерей неандертальских генов.

\*\*\*Теперь мы знаем, что на территории Сибири одновременно существовал ещё и третий палеолитический вид (или подвид?) – *денисовский*, или *алтайский человек (Homo althaiensis)*, первоначально, так называемая Х-женщина, фаланга мизинца и два зуба (моляр и резец) которой были обнаружены в 2008 г. в Денисовской пещере на Алтае. Денисовцы – это особая архаичная ветвь людей, пришедших на Алтай около 300 тысяч лет назад (и это была, по-видимому, не первая их алтайская интервенция!). У денисовцев зубы больше, чем у неандертальцев, и они имели тёмную кожу, чёрные глаза и чёрные волосы. Считается, что разделение денисовцев и неандертальцев произошло около 640 тысяч лет назад.

Не следует забывать и о древних людях с индонезийского острова Флорес (*Homo floresiensis*, или *Homo floresiensis*), живших ещё 18 тысяч лет назад (см. **Хоббиты**).

Недавно (2013 г.) спелеологами случайно были обнаружены скопления костей в пещере под названием “Восходящая звезда”, расположенной в 40 км от Йоханнесбурга (ЮАР), фотографии которых попали в руки палеоантрополога Ли Бергера (Lee Berger), который организовал извлечение костей из пещеры и пришёл к выводу, что они принадлежат ещё одному нашему тупиковому кузену, относящемуся к пятому по счёту виду рода *Homo*, получившему название *Homo naledi*, представители которого имели грацильный скелет и были ростом до 160 см. Слово *naledi* на языке южноафриканского племени *сесото* (сото) означает “звезда”. Команда Бергера подняла из пещеры более 1,5 тысячи различных костей, принадлежащих, по-видимому, 15-ти разновозрастным особям, включая детей, и их анализ показал, что кости сочетают в себе признаки примитивных и современных человеческих черт строения. Определить возраст останков в силу разных причин пока не удалось, но Бергер считает *Homo naledi* нашим прямым предшественником (см. **Гоминины**). Наконец, на территории современного Китая в пещере под названием “Пещера красного оленя” были обнаружены костные останки людей возрастом всего 11–12 тысяч лет, с необычным сочетанием в скелетах современных признаков и признаков, характерных для гоминид, существовавших около 1,7 млн. лет назад. Этим людей предположительно считают шестым по счёту видом, получившим название *Homo mitualis* (название *mitualis* образовано от китайского слова, означающего *загадка*).

По-видимому, этот вид людей был тупиковым ответвлением от той ветви, которая привела к людям современного вида. К сожалению, из костных останков нового вида людей не удалось выделить пригодную для секвенирования ДНК, так как кости находились во влажном и тёплом климате и, к тому же, были обожжены на костре. И всё же думается, что палеоантропология, как наука *содержательных предположений*, ещё не раз удивит нас своими открытиями (см. **Полицентрическая (мультирегиональная) концепция происхождения человека**).

\*\*\*\*Самым быстрым из зарегистрированных эпизодов эволюции человека является адаптация шерпов (шерпа) к высокогорным условиям Тибета, произошедшая всего за несколько сотен лет. У этого этноса, живущего на востоке Непала и в соседних районах Индии, и существующего в гипоксигенной атмосфере изменился ген *EPAS1*, ослабивший (что абсолютно парадоксально!) их чувствительность к эритропоэтину. Но при этом в их крови всегда наблюдается постоянное количество кислорода, несмотря на изменение его содержания в атмосфере, а также сохраняются высокие реологические свойства крови (см. **Индукцируемый гипоксией фактор 2 $\alpha$  (HIF-2 $\alpha$ ), Эритропоэтин**). Другим примером ускоренной эволюции человека, позволившей приспособиться к гипоксическим условиям, служат люди баджо, живущие на побережье Юго-Восточной Азии, и проводящие много времени под водой с целью добычи пропитания. За приблизительно одну тысячу лет у этих людей под воздействием естественного отбора в 1,5 раза увеличился размер селезёнки, которая хранит избыток насыщенных кислородом эритроцитов, поступающих в кровотоки при её сокращении во время ныряния. Геномный анализ баджо выявил у них ряд уникальных полиморфизмов и среди них полиморфизм гена PDE10A, участвующего в механизмах сокращения гладкой мускулатуры. Следует отметить, что **большой размер** селезёнки характерен для ныряющих морских млекопитающих, например, котиков.

\*\*\*\*\*Новые данные (2018 г.) по сопоставлению ранее исследованных геномов и 5-ти новых древних неандертальских геномов (скелеты были обнаружены в Мезмайской пещере, Краснодарский край) с геномом человека уточнили время скрещивания неандертальцев с представителями нашего вида. При этом не было обнаружено потока генов от ранних людей к поздним неандертальцам, а поток генов от неандертальцев к современному человеку имел место в промежутке времени от 150 до 70 тысяч лет назад.

**Небула.** От лат. nebula – *туман, дымка* (англ. nebula – *туманность*).  
1. Бельмо. Тумановидное помутнение роговицы глаза, пропускающее тусклый свет. 2. Аэрозоль, спрей. Отсюда, *небулайзер* – распылитель (применяют для введения в дыхательные пути аэрозольные лекарственные средства).

**Небулин.** От лат. nebula – *туман, дымка* и греч. protein – *белок*. Белок саркомера, взаимодействующий с тонкими актиновыми

филаментами саркомера и регулирующий их сборку и длину. Небулин тянется от Z-диска до тропо модулина, кэпирюющего минус-конец актинового филамента.

**Невиформный.** От лат. *naevus* – *родимое пятно* и *forma* – *внешнее очертание*. Похожий на родимое пятно. Например, невивормные узелки при ангиокератоме.

**Невматоциты.** От позднелат. < греч. *neuma*\* – *знак* (буквально, кивок) и *kytos* – *клетка*. Ядовитые клетки у “морской осы” (кубамедузы), выделяющие нейропаралитический яд, приводящий к остановке дыхания и сердечной деятельности у человека.

\*Невмы – древнее нотное письмо в виде чётрочек, точек, запятых и др. значков, применявшееся только для записи вокальной музыки.

**Невралгия.** От греч. *neuron* – *нерв* и *algos* – *боль*. Синдром, характеризующийся приступообразными, часто обостряющимися болями по ходу нерва или его ветви.

**Неврилема.** От греч. *neuron* – *нерв* и *lemma* – *кожица, оболочка*. Тонкий чехол, не имеющий структуры и покрывающий миелиновую обкладку мякотного нервного волокна. Синоним – *шванновская оболочка*.

**Неврит.** От греч. *neuron* – *нерв* и суффикс “ит”, указывающий на воспаление. Воспаление нерва, например, неврит тройничного нерва.

**Невроз.** От греч. *neuron* – *нерв* и *-osis* – *состояние*. Термин для обозначения группы заболеваний, характеризующихся функциональным расстройством нервной системы. В общем смысле невроз – это состояние организма, при котором нарушается сила, подвижность и уравновешенность основных нервных процессов – процессов возбуждения и торможения. У человека при неврозе возникают также нарушения между первой и второй сигнальными системами. Важнейшим фактором развития невротических состояний является возрастание темпа жизни и увеличение количества отрицательных эмоций. Примером может быть так называемый “невроз неотреагированных эмоций”, который может лежать в основе многих соматических (органических) заболеваний и, прежде всего, сердечно-сосудистых заболеваний.

**Неврология.** От греч. *neuron* – *нерв* и *logos* – *учение*. Область медицины, изучающая заболевания нервной системы. Синоним – *невропатология*.

**Неврома.** От греч. *neuron* – *нерв* и *oma* – *вздутие, опухоль*. Опухоль, состоящая из клеток нервной ткани.

**Невромаст.** От англ. *neuromast*, где греч. *neuron*. – *нерв* и греч. *mastos* – *сосок*. Чувствительный орган боковой линии, образованный группой (скоплением) рецепторных клеток вместе с окружающими их нервными волокнами.

**Невромасты.** От англ. *neuromast*, где греч. *neuron*. – *нерв* и греч. *mastos* – *сосок*. Чувствительные клетки, входящие в состав органа боковой линии\* у рыб и личинок амфибий\*\*. Находятся на дне ямок, или в замкнутых каналах, погружённых в кожу, и расположенных

по бокам туловища (и головы, у круглоротых), сообщающихся с внешней средой многочисленными отверстиями, пронизывающими чешуи, и располагающимися в линейном порядке через определённые промежутки. Воспринимает колебания воды (разницу давления), что позволяет на значительном расстоянии воспринимать присутствие других рыб (животных) и ориентироваться в пространстве. Известно, например, что акулы обнаруживают добычу на расстоянии до 300 м.

\*У первичноводных позвоночных животных развивается особый орган чувств, называемый *боковая линия*.

\*\*Во взрослом состоянии сохраняются только у водных хвостатых амфибий и немногих бесхвостых, постоянно обитающих в воде.

**Невропатия.** От греч. neuron – *нерв* и pathos – *страдание*. Состояние, вызванное врождёнными нарушениями функций вегетативной нервной системы с понижением порогов её возбудимости.

**Невус.** От лат. naevus – *родимое пятно* (родинка). Атипическое по расположению скопление пигментных клеток-меланоцитов, возникающее вследствие отклонения от нормального пути при миграции меланобластов в процессе эмбриогенеза (см. **Дисгенезия**). Установлено, что некоторые виды родинок уже несут мутации в генах, ассоциированных с раком (онкогенах), но, к счастью, не реализуют своё злое предназначение, благодаря иммунологическому гомеостазу и защитным механизмам контроля и разборки мутантных белков в полостях шероховатого эндоплазматического ретикулума (см. **Меланоциты, Меланобласты**).

**Негативные геномы.** Геномы вирусов, состоящие из полинуклеотидных последовательностей, комплементарных мРНК.

**Негативная регуляция.** От лат. negativus – *отрицающий*. 1. Тип регуляции пролиферации клеток, при котором клетки удерживаются в состоянии пролиферативного покоя активно продуцируемыми ингибиторами пролиферации. При снятии действия ингибиторов клетки переходят в митотический цикл. 2. Тип регуляции экспрессии генов, активных “по умолчанию”, выключение которых осуществляется при участии специальных ингибиторных факторов (репрессоров). Репрессоры могут связываться с промотором гена или экспрессия может быть выключена иным способом.

**Неиндуцируемый мутант.** Мутировавший организм, в котором повреждённый ген не может быть экспрессирован.

**Нейральные стволовые клетки.** Группа региональных стволовых клеток головного мозга, способных дифференцироваться в нейроны и глиальные клетки. Обнаружены в стенках мозговых желудочков, гиппокампе и мозжечке.

**Нейраминидаза.** Фермент, действующий на нейраминовую кислоту\*. Нейроминидаза миксовирусов, например, вируса гриппа, разрушает\*\* мукопротеидные рецепторы на клетках-мишенях (см. **Сиаловые кислоты**).

\*Нейраминавая кислота представляет собой циклический конденсат маннозы и пирувата.

\*\*По меткому выражению Нобелевского лауреата Ф. Бернета (MacFarlain Burnet) “ощипывает” поверхность клетки.

**Нейрексины (neuroxins).** От греч. neuron – *жила, нерв*, nexus – *связь* и protein – *белки*. Белки (рецепторы) межклеточной адгезии, независимые от кальция (в отличие от кадхеринов и интегринов). Экспрессируются в определённых субпопуляциях нейронов и, благодаря альтернативному сплайсингу, представлены более 1000 изоформ. Располагаются в местах контактов между соседними клетками и представлены как мембраносвязанными, так и растворимыми формами. Синоним – *нейрональные молекулы клеточной адгезии (NCAM)*.

**Нейрин.** От греч. neuron – *жила, нерв*. Токсический амин, образующийся в толстом отделе кишечника при бактериальном разложении (гниении) фосфатидилхолина и холина.

**Нейробласты.** От греч. neuron – *нерв* (нервная клетка) и blastos – *росток, побег, зародыш*. Зародышевые клетки – предшественники нейронов (недоразвившиеся нервные клетки), которые в процессе нейrogenеза дифференцируются в нейроны и глиальные клетки (см. **Нейроны, Глия**).

**Нейробластомы.** От греч. neuron – *жила, нерв*, blastos – *росток* и oma – *вздутие, опухоль*. Опухоли мозга эмбрионального происхождения. Возникают из сохранившихся эмбриональных нейронов, которые должны были погибнуть в процессе нормального развития (см. **Дифференцировка летальная**).

**Нейрогемальный.** От греч. neuron – *жила, нерв* и haima – *кровь*. Термин относится к нервным клеткам, которые вместо того, чтобы образовывать синапсы, своими окончаниями прилегают к кровеносным синусам или сосудам, как, например, нейросекреторные клетки гипофиза у позвоночных (см. **Нейрогипофиз**).

**Нейrogenез.** От греч. neuron – *жила, нерв* и genesis – *рождение*.  
1. Процесс формирования нервной ткани в онтогенезе. 2. Феномен рождения новых нейронов во взрослом мозгу (самовосстановление мозга и его адаптация к новым условиям) за счёт первичного пула нейрональных стволовых клеток\*. Впервые нейrogenез был обнаружен у певчих птиц (кенарей), а затем у обезьян и людей. Известно, что новые нейроны во взрослом головном мозгу образуются в желудочках переднего мозга (субвентрикулярная зона, ограниченная с одной стороны обонятельными луковицами, а с другой, зубчатой извилиной гиппокампа, или *dentate gyrus*). Оттуда новые нейроны попадают в обонятельные луковицы, нейроны которых отвечают за восприятие запахов\*\*. Хорошо известно также, что “взрослый нейrogenез” протекает в самом гиппокампе, а именно в его зубчатой извилине – глубинной структуре мозга, имеющую форму морского конька\*\*\* (см. **Гиппокамп, Дентатный гирус**). Стволовые клетки, которым суждено стать нейронами, мигрируют в обонятельные

луковицы после цикла деления, в результате которого образуется новая нейрональная стволовая клетка и молодая клетка-предшественник нейрона или нейроглии (астроцита или олигодендроцита). При этом половина клеток-предшественников гибнет, поскольку дифференцировка происходит только после того, как молодая клетка покинет зону расположения своих предков (мигрирует из очага размножения). В 2014 г. новые нейроны были обнаружены в *скорлупе* и в *хвостатом ядре* – структурах мозга, входящих в состав полосатого тела (*corpus striatum*), хотя пока не ясно, где образуются эти клетки (см. **Стриатум**).

\*Редкие первичные клетки, сохранившиеся ещё с ранних стадий эмбрионального развития. Долгое время считалось, что способность к регенерации, характерная для многих органов и тканей млекопитающих (кожа, печень, почки, лёгкие, кровь), не распространяется на центральную нервную систему (взрослый головной и спинной мозг). Теперь мы знаем, что мозг обладает пластичностью и меняется в течение жизни (он постоянно подстраивается под требования среды изменениями в своей структуре (межнейрональной архитектонике)). Он также способен частично восстанавливаться после травм или заболеваний.

Уже удалось показать, что важнейшую роль в перестройках мозга играют многочисленные малые ядерные РНК (micro-RNAs) нейронов мозга. Так в экспериментах на двухнедельных мышах показано, что в отсутствие микро-РНК у них в зоне мозга, отвечающей за двигательные реакции, через 11 недель начинаются двигательные расстройства, обусловленные дегенерацией нейронов, не способных производить микро-РНК.

\*\*У животных с развитым обонянием стволовые клетки обонятельных луковиц могут активироваться и формировать новые нейроны, способные воспринимать новые запахи. Обнаружено также, что у белок, запасующих осенью орехи, зона головного мозга, отвечающая за запоминание мест расположения кладовок, которых может быть до 10 тысяч, увеличивается на 15–20 %! Когда выпадает снег, феноменальная память белок помогает им выживать.

\*\*\*Гиппокамп особенно важен для процессов обучения и запоминания информации. Поэтому вполне вероятно, что появление в нём новых нейронов способствует процессу обработки и запоминания информации.

**Нейрогипофиз.** От греч. neuron – *нерв* и *гипофиз*. Задняя доля гипофиза, образованная окончаниями аксонов очень крупных нейронов, тела которых лежат в гипоталамусе и образуют *супраоптическое* и *паравентрикулярное* (около-желудочковые) ядра. В расширенных терминалях этих аксонов хранятся два пептидных гормона – *окситоцин* и *антидиуретический* (АДГ), или *вазопрессин*\* (см. **Несахарный диабет**).

\*Первое название предпочтительнее, поскольку вазопрессорная функция гормона проявляется только при высоких концентрациях при патологических состояниях.

*“Знания дают человеку, в числе других качеств, способность к бесконечному разнообразию ощущений”.*

**Нейрогормоны.** Долгоживущие физиологически активные вещества-регуляторы белковой или пептидной природы, вырабатываемые нервными клетками и поступающие в кровь. Они отличаются от *нейромедиаторов* (нейротрансмиттеров) только тем, что последние выбрасываются в синаптическую щель, в которой и диффундируют, а нейрогормоны попадают в орган-мишень через кровь (вещества дальнего действия, или вещества *нейрогемального транспорта*). Однако граница между нейромедиаторами и нейрогормонами достаточно условная. Изучением нейрогормонов и их физиологического действия занимается наука – *нейроэндокринология* (см. **Нейромедиаторы**). Синоним – *нейросекреты*.

**Нейродегенерация.** От греч. neuron – *нерв* и позднелат. degeneratio < лат. degenere – *выродиться, переродиться*. Патологические состояния\*, при которых наблюдается повышенная гибель строго определённых популяций нейронов головного мозга (нейродегенерация присуща заболеваниям, опустошающим головной мозг). К ним, например, относятся такие заболевания как болезнь Паркинсона, или болезнь Альцгеймера. Из-за высокой компенсаторной пластичности мозга и растянутости процесса во времени первые клинические симптомы обычно появляются только после разрушения не менее 80 % резидентных нейронов. В результате любые терапевтические мероприятия оказываются совершенно бесполезными.

Возможно, что нейродегенеративные заболевания – это крайнее проявление “программы” самоуничтожения мозга, включающейся в процессе старения организма. Эта программа в норме, возможно, запускается постепенным увеличением концентрации определённого белка, когда скоро идёт процесс замещения нейронов клетками соединительной ткани.

\*По данным ВОЗ в ближайшее время нейродегенеративные патологии мозга выйдут на первое место по числу клинических случаев. Наиболее перспективные подходы в терапии нейродегенеративных заболеваний, а также других повреждений головного мозга, включая инсульты, связывают с применением нейротрофических факторов роста, обладающих протекторными свойствами и предохраняющих нейроны от гибели. Но для этого требуется разработка ранних и точных методов диагностики.

**Нейролейкин.** От греч. neuron – *нерв*, leukos – *белый, бесцветный* и protein – *белок*. Белок, секретируемый Т-лимфоцитами, обеспечивающий выживание эмбриональных нейронов и чувствительных (сенсорных) нервов. Структурно идентичен фосфоглюкозоизомеразе, аутокринному фактору, способствующему метастазированию, а также фактору,

способствующему вызреванию клеток миелоидной лейкемии человека HL-60 в терминальные моноциты. Относится к группе многофункциональных белков, получивших название “moonlighting proteins” – *белки работающие по совместительству* (см. **Белки, работающие по совместительству**).

**Нейролемма.** От греч. neuron – *нерв* и lemma – *кожица, оболочка, шелуха*. Базальная мембрана Шванновских клеток, окружающих аксоны в периферической нервной системе.

**Нейролептики.** От греч. neuron – *нерв* и lepton – *лёгкий*. Вещества (фармакологические препараты)\*, угнетающие функции центральной и вегетативной нервной системы. Оказывают успокаивающее действие, без признаков сна и наркоза, т. е. без нарушения сознания. Снимают напряжение, страх, тревогу и даже бред у психически больных людей. Подразделяются на *типичные нейролептики*, вызывающие побочные эффекты, напоминающие болезнь Паркинсона (болезнь связана с дефектами в системе дофамина) (см. **Синдром Паркинсона (болезнь Паркинсона)**), и *атипичные нейролептики*, подавляющие серотониновые рецепторы. К нейролептикам относится, например, аминазин. Синонимы – *транквилизаторы, нейролептики, антипсихотики*.

\*Природные нейролептики присутствуют в яде ос. С их помощью осы обездвиживают и анестезируют насекомых или их личинок\*\*, в которых откладывают свои яйца. Обездвиженные личинки превращаются в своеобразные живые консервы, обеспечивающие питание развивающимся осиным личинкам.

\*\*Это так называемая *проводниковая анестезия*, блокирующая проведение нервных импульсов. В клинической практике такая анестезия часто оказывается наиболее предпочтительной.

**Нейромедиаторы.** От греч. neuron – *нерв* и лат. mediator – *посредник*. Физиологически активные вещества кратковременного *локального* (адресного) действия (малые по размерам, короткоживущие вещества-регуляторы), выделяющиеся, главным образом, в синаптическую щель\* и передающие сигналы другим нервным клеткам (агенты нейрональной передачи). Другими словами, вещества, обеспечивающие коммуникативную связь между нейронами и регулирующие биохимию мозга\*\*. К нейромедиаторам относятся такие вещества как аденозин, адреналин (симпатин или эпинефрин), ацетилхолин, дофамин, гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глицин, глутамат, D-аспартат, D-серин, норэпинефрин, серотонин и даже оксид азота\*\*\*, а также несколько десятков небольших пептидов (нейропептидов). В качестве нейромедиаторов в ЦНС используется больше 40 различных соединений, связывающихся со своими рецепторами. Поэтому нервные клетки могут работать как многоканальные передатчики, обеспечивающие информационную связь между различными структурами мозга. Уровень нейромедиаторов в разных областях головного мозга, с одной стороны, определяется генетически (т. е. является врождённым), а, с другой, зависит

от событий внешней среды. Отсюда у разных людей нейромедиаторы “работают” неодинаково, и все люди по-разному реагируют на происходящее с ними (см. также **Микробиом**, **Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК, ГАБА)**). Синонимы – *нейротрансмиттеры, трансмиттеры, нейрональные мессенджеры* (см. **Нейротрансмиттеры, Нейрогормоны, Нейромодуляторы, Конейромедиаторы**).

\*Могут действовать и через другие (несинаптические) участки плазматической мембраны клеток-мишеней. Не распространяют своё действие за пределами ЦНС.

\*\*Нейромедиаторы представляют собой высококонсервативные соединения, наборы которых у животных разных таксономических групп также высококонсервативны. Это означает, что даже разные классы и типы живых организмов используют сходные наборы нейромедиаторов.

\*\*\*При вдыхании оксида азота (NO) возникает токсический эффект, а в очень малых количествах в ЦНС он играет роль нейромедиатора (см. также **Виагра**).

**Нейромедиация.** От греч. *neuron* – *нерв* (нервная клетка), лат. *mediator* – *посредник* и *-ia* – *условия*. Химическая связь между нейронами, осуществляемая с помощью нейромедиаторов, таких как, например, серотонин. Образно, “язык”, на котором “разговаривают” между собой нейроны. От характера и правильности этого языка зависит работа всего организма, который может находиться в состоянии здоровья или болезни. Синоним – *нейрональная передача сигнала*.

**Нейромодуляторы.** От греч. *neuron* – *нерв* и от лат. *modulator* – *сообщающий ритм* < *modulatio* – *размеренность*. Группа нейрохимических соединений, синтезируемых как нейронами, так и клетками глии, и модифицирующих действие нейромедиаторов (влияющих на эффекты нейромедиаторов). Нейромодулирующим действием могут обладать сами нейромедиаторы, например, такие, как дофамин, норэпинефрин, серотонин, ацетилхолин (всё зависит от того, какими структурами головного мозга они выделяются)\*, а также бета-эндорфин, кортиколиберин, холецистокинин, вазопрессин и окситоцин. К нейромодуляторам относятся и другие нейропептиды. Действие нейромодуляторов, в отличие от нейромедиаторов\*\*, имеет тонический и разлитой характер, отличается медленным развитием и большой продолжительностью эффектов; при этом оно не всегда инициируется нервными импульсами и не всегда сопряжено с эффектом медиатора. Мишенями нейромодуляторов могут быть не только постсинаптические мембранные рецепторы, но и пресинаптические рецепторы (модулирующие процесс освобождения модуляторов посредством авторегуляции), а также другие участки плазматической мембраны нейронов. Наконец, мишенями нейромодуляторов могут быть и внутриклеточные рецепторы.

\*Нейромодулирующими эффектами обладают нейроны таких подкорковых структур, как субкортикальные ядра ствола мозга, к которым

относятся: базальное ядро, туберомамиллярное ядро, вентральное ядро, тегументальное ядро и ядро шва. Подобными эффектами обладают также “надствольные” структуры, включающие базальные ганглии (ядра) чёрной субстанции (*substantia nigra*), которые осуществляют дофаминовую модуляцию (см. **Болезнь Паркинсона**) и прилегающее ядро. Нейромодулирующая функция характерна и для полосатого тела (*corpus striatum*), в котором расположены хвостатое ядро и скорлупа (см. также **“Брызгалки”**). Показано, что 95 % серотонина производится интрамуральными нейронами, расположенными в кишечнике (в животе), откуда он с кровью поступает в головной мозг и модулирует его активность (см. **Серотонин**). Чрево – это “открытое окно в мозг”. Отсюда предполагают, что эмоции влияют на органы брюшной полости, а наш живот, в свою очередь, влияет на работу мозга. Хорошо известно, что при болезни Паркинсона имеют место быть и серьёзные проблемы с пищеварением.

**\*\*Действие нейромедиаторов носит локальный характер и осуществляется в пределах синапса.**

**Нейронная сеть.** Условное понятие, обозначающее собой минимальную структурно-функциональную единицу нервной системы, состоящую из группы взаимодействующих друг с другом нейронов, отвечающих за те или иные функции мозга. На уровне нейронных сетей идёт восприятие, обработка, передача и хранение информации, происходящие, в том числе, и в ходе сложных когнитивных процессов, протекающих в головном мозгу.

**Нейроны.** От греч. neuron – *нерв*. Нервные клетки, отвечающие за процессы обработки, хранения и передачи информации, постоянно находящиеся в состоянии пролиферативного покоя, но никогда не прекращающие свою активность. Другими словами, нейроны – главные компоненты нервной системы\*, составляющие коммуникативную сеть организма, способные к раздражимости и проведению электрических импульсов (клетки, специализированные на проведении, переключении и обработке электрохимических сигналов; именно поэтому каждый из нейронов в процессе онтогенеза становится совершенно уникальной клеткой, или занимает уникальное положение в определённой нейронной сети)\*\* (см. **Нейронная сеть**). Нейроны способны преобразовывать мембранный потенциал в потенциал действия (ПД) и передавать его по аксону. По функциям нейроны различаются на сенсорные (рецепторные), моторные (иначе, моторные единицы), нейроэндокринные клетки и интернейроны, обладающие короткими древовидными отростками. Существует также большое количество нейронов с другой, не всегда ясной, специализацией. Нейроны состоят из тела клетки (сомы), отростков двух типов (длинных *аксонов* и коротких разветвлённых *дендритов*), а также концевых (терминальных) пластинок, формирующих *синапсы*. По форме тела клетки и количеству отходящих отростков различают *униполярные\*\*\** (присутствуют в спинальных ганглиях

позвоночных животных), *биполярные* (например, чувствительные клетки органов обоняния и зрения) и *мультиполярные* нейроны (например, двигательные нейроны спинного мозга), а также *пирамидные* (пирамидальные) нейроны с длинными аксонами, которые служат основными возбуждающими нейронами головного мозга млекопитающих. Нейроны – самые чувствительные к гипоксии клетки. Даже в норме в головном мозгу человека каждый день погибает 10–15 тысяч нейронов (это явление называют “плановой гибелью нейронов”). Синонимы – *нервные клетки, нейроциты, невроциты, нейроны\*\*\*\** (устар.).

В 2007 г. канадским учёным из Университета Лаваль (Universite Laval’s Faculty of Medicine) впервые удалось вырастить нервные клетки из клеток кожи взрослого пациента, полученных в ходе пластической операции. В настоящее время нейроны получают различными способами из стволовых клеток, в том числе и из индуцированных плюрипотентных стволовых клеток (iPSC) (см. **Плюрипотентные клетки, Плюрипотентность**).

В 2018 г. в человеческом мозгу были обнаружены клетки нового типа, отсутствующие у мыши, и получившие название *нейроны-шиповники* (см. **Нейроны-шиповники**).

\*В состав которой входит головной и спинной мозг, нервные узлы (ганглии) и периферические нервы, а также многочисленные отдельные интрамуральные клетки (см. **Интрамуральные нейроны**).

\*\*Скорее всего, отсюда “взрослые” нейроны в процессе эволюции утратили способность к размножению, а их гибель при нейродегенеративных заболеваниях, инсультах или травмах не может быть ничем восполнена (даже мигрирующими “юными” нейронами, возникшими из стволовых нейрональных клеток).

\*\*\*Правильнее называть *ложноуниполярными*, поскольку при развитии этих нейронов первоначально закладываются два отростка, которые впоследствии срастаются основаниями.

\*\*\*\*Название было дано немецким гистологом Вильгельмом Вальдеером, которому принадлежат и другие цитологические термины (см. **Хромосомы, Тигроид**).

**Нейроны безъядерные.** Нейроны, практически не содержащие ядер, открытые у мельчайших насекомых (пока только у микроскопических ос рода *Megaphragma*, взрослые особи которых имеют размеры около 0,2 мм). Такая модификация нейронов считается следствием процесса миниатюризации этих животных. Безъядерные нейроны образуют функциональную нервную сеть насекомых, обеспечивающую их нормальную жизнедеятельность (осы летают, находят насекомых-хозяев, на которых они паразитируют и размножаются).

**Нейроны секреторные.** Нейроны, содержащие хорошо выраженные гранулы и вакуоли, были открыты в 1928 г. Шарлем Эрном (тогда ещё студентом).

**Нейроны фон Экономо.** Биполярные нейроны, играющие особую роль в формировании социо-эмоциональных нервных цепей. По сравнению с приматами у людей они значительно крупнее по размерам.

**Нейроны-шиповники.** Нервные клетки, обнаруженные в неокортексе\* у человека (в посмертных срезах) нейробиологами из Сиэтла (США)\*\* в 2018 г., и получившие название из-за сходства своей формы с кустом шиповника. В нейронах-шиповниках дендриты очень компактные и содержат множество точек ветвления. Нейроны отличаются не только формой и структурой отростков, но и экспрессией ряда генов, активных только в этих клетках, а также характером связей с другими клетками, в основном пирамидальными нейронами.

\*Таких клеток в неокортексе оказалось около 10 %.

\*\*Одновременно группа венгерских учёных обнаружила нейроны-шиповники в мозговой ткани, удалённой во время хирургических операций (эти клетки даже культивировали и изучали их электрическую активность).

**Нейропептиды.** От греч. neuron – *нерв* и peptidia – *маленькие переваренные частицы* (peptos – *переваренный*). Пептиды (короткие цепочки аминокислотных остатков), продуцируемые клетками нервной системы. Могут играть роль локально действующих нейромедиаторов или нейрогормонов (см. **Нейрогормоны, Нейромедиаторы**). Показано, что различные нейропептиды выделяются в разных физиологических состояниях организма. Прогнозируется создание банка нейропептидов человека, куда входили бы “антиалкогольные”, “стимулирующие творческие способности”, “сомногенные”, “миогенные”, “сексапильные”, “антиожирения” и т. д. пептиды. Возможно, что со временем будут создаваться аутобанки, в которых будет находиться свой собственный индивидуальный “золотой запас” нейропептидов. Уже создан препарат “*Актонавит*”, представляющий собой комплекс нейропептидов в виде сыворотки, которая применяется для лечения болезни Паркинсона, болезни Альцгеймера и черепно-мозговых травм.

**Нейропептид Y (NPY).** Особый пептид мозга, регулирующий (стимулирующий) аппетит. Вырабатывается орексигенными нейронами дугообразного (аркуатного) ядра гипоталамуса. Его концентрация в норме падает по мере нарастания в крови уровня глюкозы и инсулина, что приводит к возникновению чувства насыщения. Экспрессию гена нейропептида Y “выключает” также тканевый гормон *лептин*, а другой гормон *грелин*, напротив, стимулирует экспрессию гена NPY, повышая аппетит (см. **Грелин, Лептин**).

**Нейроплазма.** От греч. neuron – *нерв* и plasma – *нечто оформленное*. Цитоплазма нервной клетки (нейрона).

**Нейропластичность.** Способность нервных клеток головного мозга человека образовывать новые связи (синапсы) в результате деятельности, обучения, приобретения жизненного опыта и, что особенно интересно – медитации. Отсюда различия в образе жизни, как и различия

в профессиональной деятельности, формируют разные по структурной сложности и архитектонике мозга. Поскольку нейропластичность связана с постоянной перестройкой межнейронных связей, нельзя сводить сознание только к процессам функционирования головного мозга, а тем более к синаптическим связям.

**Нейроплегики\***. От нем. Neuroplegikum < греч. neuron – *нерв* и plēgē – *удар, паралич*. Вещества, оказывающие успокаивающее действие на ЦНС. Синонимы – *нейролептики, психолептики, транквилизаторы*.

\*Название, в котором отсутствует какая-либо логика.

**Нейроплегия**. От греч. neuron – *нерв*, plēgē – *удар, паралич* и -ia – *условия*. Паралич, возникающий вследствие поражения ЦНС.

**Нейроподии**. От греч. neuron – *нерв*, podion – *маленькая нога* и eidos – *сходство, вид*. Терминали аксона (см. **Терминали**).

**Нейросупрессанты**. От греч. neuron – *нерв* и лат. suppressio – *давление* < presso – *жать, давить*. Термин используется для обозначения веществ, подавляющих активность центральной нервной системы (веществ *супрессантов нервной системы*) и применяющихся в медицине для наркоза и обезболивания (*анестезии*). Препараты для наркоза, в буквальном смысле, “прерывают сообщение” между нейронами, вследствие чего обладают седативным, обезболивающим (анестетическим), обездвиживающим, амнезическим\* действием и вызывают фармакологическую кому (“выключают” сознание). По способу введения их подразделяют на две группы: *ингаляционные* и *внутривенные*. Показано, что главной мишенью анестетиков, седативных и гипнотических препаратов (в основном класса бензодиазепинов\*\*) являются ГАМК-рецепторы подтипа А (ГАМК<sub>A</sub>-рецепторы\*\*\*). Эти препараты, взаимодействуя с *внесинаптическими* (расположенными за пределами синапса) ГАМК<sub>A</sub>-рецепторами, увеличивают время пребывания ионных каналов в открытом состоянии (усиливают действие ГАМК). Это приводит к гиперполяризации клеточной мембраны, продлевая и усиливая ингибирующее действие ГАМК на свои рецепторы (см. **Гаммааминомасляная кислота (ГАМК, GABA)**).

\*Амнезия (от греч. a-mnesia – “не память”) – *утрата памяти* (препараты для наркоза обычно вызывают временную утрату памяти).

\*\*К ним относятся, например, *валиум* и *реланиум*. В экспериментах на генномодифицированных мышах со сниженным уровнем ГАМК показано, что с помощью бензодиазепинов можно восстановить утраченную у них способность к своевременному формированию критического периода в развитии зрения (см. **Критические периоды**).

\*\*\*ГАМК<sub>A</sub>-рецепторы несут большинство нейронов; при этом для рецепторов разных клеток характерна структурная неоднородность. Каждый из рецепторов представляет собой сложный белковый комплекс, состоящий из пяти субъединиц, которые могут объединяться в разных комбинациях. Для каждой области головного мозга характерны рецепторы

со своим набором субъединиц, но чаще распространены субъединицы трёх типов -  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ .

**Нейротензин.** От греч. neuron – *нерв* и лат. tendere (tendo) – *напрягать, вытягивать*. 13-членный нейропептид с неустановленной физиологической активностью, выделенный также и из клеток кишечника.

**Нейротоксины.** От греч. neuron – *нерв* и toxikon – *яд*. Яды, подавляющие работу нервной системы, путём блокирования освобождения в синапсах медиаторов (например, ацетилхолина в нервно-мышечном соединении) и проявляющиеся через неврологические симптомы. К нейротоксинам относятся ботулинические токсины, токсины некоторых ядовитых змей, рыб, моллюсков, пауков (“чёрная вдова”), токсин слюны иксодовых древесных клещей (виды *Dermacentor*, вызывающие клещевой симметричный восходящий паралич, главным образом, у детей до 8 лет).

**Нейротрансмиттеры.** От греч. neuron – *нерв* и лат. trans – *через*, *сквозь* и mittere – *посылать*. Вещества, молекулы которых “перескакивают” путём диффузии через синаптическую щель. Пресинаптический нейрон образует нейротрансмиттеры (например, серотонин, симпатин или ацетилхолин), которые в составе крошечных синаптических пузырьков (везикулярных транспортёров) перемещаются изнутри клетки к плазматической мембране и, сливаясь с ней, освобождают нейротрансмиттеры в синаптическую щель, а рецепторы постсинаптического нейрона связывают их. Это приводит к изменению состояния постсинаптической мембраны и генерации постсинаптическим нейроном электрохимического сигнала, а также изменению способности клетки реагировать на другие раздражители\*. В то же время пресинаптический нейрон с помощью специальных белков-переносчиков – мембранных транспортёров – поглощает остатки или излишки нейротрансмиттера из синаптической щели (т. е. осуществляет обратный захват медиатора)\*\*. Синонимы – *нейромедиаторы, медиаторы* (см. **Нейромедиаторы, Медиаторы**).

\*В конце концов нейромедиаторы изменяют и характер экспрессии генов как в пресинаптическом, так и в постсинаптическом нейронах.

\*\*В синаптической щели работает несколько механизмов, удаляющих лишние молекулы нейротрансмиттеров, включая их поглощение глиальными клетками и пассивную диффузию за пределы синаптической щели, а также химическую деактивацию.

**Нейротрофины.** От греч. neuron – *нерв* и trope – *питание*. Класс пептидных соединений (простых белков), играющих важную роль в формировании и развитии ЦНС у позвоночных животных. У млекопитающих нейротрофины участвуют также в процессах памяти, обучения и реакциях, обеспечивающих чувствительность к токсинам и дефициту кислорода. Синоним – *нейротрофические факторы* (см. **Нейротрофические факторы**).

Расшифровка генома *дафнии* – планктонного ветвистоухого рачка, обитающего в пресных водоёмах, показала, что он обладает генами,

кодирующими нейротрофины. Этот факт говорит о том, что нервная система рачков значительно более сложная, чем принято считать.

**Нейротрофические факторы.** Пептидные эндогенные регуляторные (сигнальные) молекулы, образующиеся в нервной системе в период её развития и индуцирующие процессы формирования нейронов и глиальных клеток (астроцитов) из эмбриональных стволовых клеток. Участвуют, по-видимому, и в процессах регенерации (репарации) головного мозга в условиях стресса и при различных его повреждениях (см. **Ишемия**), препятствуя гибели нейронов и поддерживая их функциональную активность. Существуют разные нейротрофические факторы, например, BDNF (нейротрофический фактор головного мозга) и GDNF (глиальный нейротрофический фактор), оказывающие различное действие на клетки ЦНС и, в частности, тормозят развитие апоптоза (BDNF) и сохраняют синаптические контакты между нейронами (GDNF) (см. **Глиальный нейротрофический фактор**).

**Нейрофиброматоз.** От греч. neuron – *нерв*, лат. fibra – *волокно*, muto – *двигать, передвигать* и греч. -osis – *состояние*. Наследственное, или вызванное спонтанной мутацией заболевание, чаще проявляющееся в раннем возрасте (до пяти лет) образованием пигментированных участков поражённой кожи (крупных пятен, похожих на пигментные *невусы* или тёмно-красные наросты), которые развиваются во множественные медленно растущие нейрофибромы (опухоли нервной ткани), располагающиеся подкожно вдоль путей следования периферических нервов. Для заболевания характерно также нарастание излишних тканей (в виде свисающих пластов кожи и искривлений черт лица). Различают нейрофиброматоз-1 и нейрофиброматоз-2 (НФ1- и НФ2-типа). Характер наследования заболевания аутосомно-доминантный, однако оно проявляется у разных индивидуумов с различной экспрессивностью\*, т. е. выраженностью патологических проявлений, вплоть до их отсутствия\*\* (см. **Варьирующая экспрессивность, Экспрессивность, Пенетрантность**). Опухоли зрительного или ушного нервов приводят к потере зрения или слуха\*\*\*, а опухоли спинного мозга – к параличу и смерти. Нейрофиброматоз может поражать и кости (деформировать позвоночник, а также кости рук и ног в дистальных отделах). Синонимы – *болезнь Реклинг(х)аузена, нейроломатоз*.

\*Изменчивость экспрессивности – степень проявления внешних черт, определяемых доминантным геном. Следует знать, что одинаковые гены совсем не обязательно проявляются одинаково!

\*\*Известен печальный пример датского донора спермы 7042 с внешностью викинга, носителя мутантного гена нейрофиброматоза, который передал болезнь 5-ти детям.

\*\*\*Нейрофиброматоз-2 почти всегда приводит к глухоте.

**Нейрофизины.** От греч. neuron – *нерв*, physis (phiasis) – *образование (отросток)\**. Название, данное двум крупным пептидам, содержащимся в транспортных гранулах аксонных терминалей нейронов в задней доле

гипофиза. Нейрофизины возникают как продукты посттрансляционного процессинга высокомолекулярных пептидов-предшественников, из которых образуются окситоцин и антидиуретический гормон (АДГ). Возможно, необходимы для транспортировки и хранения гормонов нейрогипофиза.

\*Вспомните, слова *гипофиз* и *эпифиз*.

**Нейротубулы.** От греч. neuron – *нерв* и лат. tubula – *трубочка*. Название, данное микротрубочкам, расположенным продольно в нервном волокне и представляющим собой главный компонент его транспортной системы.

**Нейрофиламенты (нейрофибриллы).** От греч. neuron – *нерв*, fillament, fibrilla – *волоконце*. Волокнистые (фибрилярные, от лат. fibra – *волокно*) белковые образования в теле и отростках нейронов, отвечающие за сохранность его структуры. Их аккумуляция и агрегация в аксонах может приводить к “закупорке” аксона и блокированию переноса по нему питательных веществ и митохондрий в *дистальном* (от тела клетки к синапсу) и факторов роста в *проксимальном* (к телу нейрона) направлении. Мутации в гене, кодирующем *нейрофиламенты*, могут обуславливать развитие БАС (см. **Болезнь Лу Герига**).

**Нейрула.** От лат. neurula – *уменьшит.* от греч. neuron – *нерв*. Стадия развития зародыша у хордовых животных, в течение которой закладывается *нервная пластинка*, замыкающаяся затем в нервную трубку.

**Нейруляция.** От лат. neurula – *уменьшит.* от греч. neuron – *нерв* и -ia – *условия*. Процесс раннего развития ЦНС у зародышей хордовых (позвоночных) животных. Начинается замыканием *нервной пластинки\** в нервную трубку, которая в последующем даёт начало формированию головного и спинного мозга. Образование нервной трубки в процессе *нейруляции* происходит в результате влияния дорзальной мезодермы на лежащую над ней эктодерму.

\*Зачаток нервной системы.

**Нейстон.** От греч. neusteon – *плавающий*. Совокупность водных организмов, живущих на поверхностной плёнке воды как сверху (*эпинеuston*), так и снизу (*гипонейстон*).

**Нейтрализм.** От лат. neutralis – *никакой*. Тип *коакций*, при котором два отдельных вида независимы и не оказывают друг на друга никакого влияния.

**Нейтрализующие антитела широкого спектра.** Антитела, которые удалось обнаружить в организме ВИЧ-инфицированного пациента, способные распознавать различные варианты вируса иммунодефицита. Эти антитела образуются только спустя продолжительное время после инфицирования, когда популяция вирусов в организме становится диверсифицированной, в результате очень высокой способности ВИЧ к мутированию. В ответ на ухищрения вируса и образуются такие нейтрализующие антитела. Процесс можно описать как своеобразную коэволюцию вируса и антител. Учёным из Университета Дюка (Северная

Каролина, США) удалось выявить “предковую форму” антител, образуемых плазматическими клетками, избежавшими окончательного созревания, и проследить превращение их в нейтрализующие антитела широкого спектра действия. На основе таких антител планируется создание новых противоспидных вакцин, которые были бы эффективными против различных вариантов вируса иммунодефицита.

**Нейтральные замены в белке.** Замены аминокислотных остатков в белке, не приводящие к изменению его структуры и активности (если белок фермент).

**Нейтрофилы.** От лат. *neutrum* – *ни тот, ни другой* и греч. *phileo* – *люблю*. Полиморфноядерные лейкоциты, в цитоплазме которых присутствуют включения в виде гранул, окрашивающихся как кислыми, так и основными красителями. В 1 мкл крови содержится примерно 4,5 тыс. нейтрофилов и на их долю приходится в среднем 59 % всех лейкоцитов. Самые важные элементы неспецифической системы защиты крови, осуществляющие фагоцитоз бактерий. Активированные полиморфные нейтрофилы высвобождают провоспалительные цитокины\*, включая интерлейкины IL-4, IL-6, IL-8, IL-13 и провоспалительные хемокины, а в местах воспаления они продуцируют цитотоксические вещества, в том числе супероксидные анионы. Нейтрофилы способны к фагоцитозу бактерий и продуктов распада тканей, а также к образованию физиологически активных соединений *эйкозаноидов*, поэтому нейтрофилы называют также *микрофагами* крови (см. **Эйкозаноиды, Цитокины, Хемокины, Хемотаксические факторы**). Повышение числа нейтрофилов (лейкоцитоз) на начальных этапах развития инфекции происходит вследствие образования макрофагами гранулотит-колониестимулирующих факторов, таких как G-CSF и GM-CSF. Синонимы – *нейтрофильные миелоциты, полиморфноядерные лейкоциты, нейтрофильные гранулоциты*.

\*Провоцируют аллергическое воспаление.

**Неканонические функции ядрышка.** От греч. *kanon* – *норма, правило, предписание*. Функции, не соответствующие канону (т. е. установленному). К ним относятся следующие функции: 1. Сплайсирование *s-тус* иРНК. 2. Присутствие в ядрышках РНК, входящих в состав *SRP*-частиц, участвующих в инициации связи рибосом с *транслоконами*, расположенными в мембране эндоплазматического ретикулума (ЭПР) (см. **Транслокон**). 3. Ассоциация с ядрышком РНК, входящей в состав теломеразы. 4. Локализация в ядрышке процессинга мРНК, входящих в состав сплайсосом. 5. Процессинг тРНК.

**Некробиоз.** От греч. *nekros* – *мёртвый\**, *bios* – *жизнь* и *-osis* – *состояние*. Термин из *патоцитологии*, обозначающий состояние агонии клетки, когда при видимой целостности клетки её расстройства уже необратимы и гибель неизбежна. Различают физиологическую (естественную) гибель клеток и тканей, которая сопровождает процессы развития, старения и в целом жизнедеятельности организма, и гибель по

разным причинам небольших участков ткани – местный некроз. Синоним – *бионекроз*.

Как одно из осложнений диабета выделяют также липоидный некробиоз кожи (*necrobios lipoidics diabeticorum*), обычно, нижних конечностей (атрофический дерматит).

\*Вспомните, слово *нектар*, соответствующее понятию “мёртвая вода” из русских сказок.

**Некроз.** От греч. nekros – *мёртвый* (англ. necrosis). 1. Патологическая форма клеточной гибели (лизис клеток), вызванная случайными повреждениями клеток и характеризующаяся их набуханием, разрывом плазматической и внутриклеточных мембран, освобождением лизосомных ферментов и выходом цитоплазмы в межклеточное пространство. Некроз часто сопровождается образованием миелиновых фигур (см. **Миелиновые фигуры**). Одновременный некроз большого количества клеток сопровождается воспалением и знаменитой тетрадой Парацельса: tumor, ruber, calor, dolor – *опухлость* (опухоль), *покраснение* (краснота), *жар* и *болезненность* (боль). Некроз могут запускать зрелые цитотоксические лимфоциты (субпопуляция тимоцитов – CD8 Т-клетки) с помощью таких эффекторных молекул как *перфорины* и *фрагментины* (см. **Фрагментины**). Обнаружено, что некоторые формы некроза могут представлять собой генетически контролируемые процессы (см. также **Аутофагия**). 2. Омертвление тканей, частей тела (например, конечности) в результате различных повреждений или сдавливания, а также участков кожи (дермонекротический симптом), в том числе, при воздействии протеолитических ферментов, содержащихся в ядах некоторых змей и пауков (см. **Некролиз**).

**Некролиз.** От греч. nekros – *мёртвый* и lysis – *растворение*, а также *ослабление* (англ. loosening). Распад ткани через некроз.

**Некропсия.** От англ. necropsy, где греч. nekros – *мёртвый* и orpsis – *зрение*. Вскрытие трупа с медицинскими (диагностическими) целями.

**Некротаксис.** От греч. nekros – *мёртвый* и taxis – *расположение по порядку*. Термин, отражающий способность фагоцитирующих клеток (макрофагов и полиморфноядерных лейкоцитов) реагировать на вещества, выделяемые погибающей клеткой (клеткой, находящейся в состоянии плазмоллиза). *Некротаксис* – особая форма *хемотаксиса* (см. **Хемотаксис**).

**Некрофорез.** От греч. nekros – *мёртвый* и phoreo – *несу*. Явление удаления муравьями мёртвых тел сородичей из колонии, что предотвращает возможность заражения. Причём это происходит ещё до начала процесса разложения мёртвых тел и появления запаха продуктов распада. Обнаружено, что живые муравьи выделяют два вещества – *долиходиаль* и *иридомирмецин*, которые подавляют *некрофорез* и которые быстро рассеиваются после гибели насекомого.

**Некроцитоз.** От греч. nekros – *мёртвый*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Состояние органа или ткани, характеризующееся дистрофией и некротической\* гибелью клеток. Омертвление ткани.

\*Гибель может происходить и через механизм апоптоза.

**Нексилин (nexilin).** От лат. *nexus* – *ближайший, соседний* и греч. *protein* – *белок*. Белок, связывающий актиновые филаменты в зоне щелевых контактов.

**Нексин.** От лат. *nexus* – *ближайший, соседний* и греч. *protein* – *белок*. Гибкий белок микротрубочек, входящих в состав ресничек и жгутиков, соединяющий между собой пары тубулиновых протофиламентов (см. **Микротрубочки, Протофиламенты**).

**Нексус.** От лат. *nexus* – *ближайший, соседний*. Прямое межклеточное соединение, специальный щелевой контакт, с просветом между плазмалеммами контактирующих соседних клеток около 2–4 нм. Контакт осуществляется с помощью особых белковых структур, называемых *коннексонами*. Нексусы обнаружены между кардиомиоцитами или кортикальными нейронами, что повышает синхронность их ответа, поскольку делают возможным прямое электрическое сообщение между клетками (см. **Коннексоны, Канал щелевого контакта**).

**Нектар.** От греч. *nektar* – *напиток богов, дарующий бессмертие\**. Жидкий сладкий секрет\*\* (сок), выделяемый особыми желёзками-нектарниками (нектариями). Служит пищевой приманкой для насекомых-опылителей. Пчёлы в зобных железах при помощи ферментов перерабатывают нектар в мёд.

\*На самом деле с происхождением слова *нектар* не всё ясно. Согласно древнегреческой мифологии бессмертные и вечно молодые греческие боги, живя на Олимпе, питались *амброзией* (араб. *амрита*) и пили напиток богов *нектар*. Слово *амброзия* в переводе с греческого языка означает *бессмертие*. Тогда как слово *nektar* имеет противоположное значение – *покойник*, как и близкое ему по смыслу слово *nekros* – *мёртвый*. Вспомните русские сказки о “мертвой” и “живой” воде.

\*\*Химический состав нектара довольно сложный. В нём преобладают простые сахара (фруктоза, глюкоза, сахароза), присутствуют аминокислоты, а также белки (ферменты) и биологически активные соединения.

**Нектарники-эмергенцы.** От греч. *nektar* – *напиток богов* и нем. *Emergenz* – *выбывающийся* < лат. *emergeo* – *выплывать, появляться*. Нектарники в виде выступающих волосков (см. **Стаминодии**).

**Нектин.** От лат. *nexis* – *связь* и греч. *protein* – *белок*. Корецептор (второй рецептор), с которым связывается вирус простого герпеса (первоначально вирус связывается с гепарансульфатом на поверхности клетки). После слияния вирусной оболочки с клеточной мембраной нуклеокапсид и белки тегумента попадают в цитоплазму клетки. Затем вирусный капсид транспортируется к ядру, где стыкуется с ядерной порой и вирусная ДНК проникает с помощью белка тегумента VP16 в ядро (см. **Герпесвирусы, Тегумент**).

**Нектон.** От греч. *nektos* – *плавающий*. Собирательное название активно плавающих морских организмов, способных преодолевать силу течения (в отличие от *планктона*).

**Нектофор.** От греч. *nektos* – *плавающий* и *phoro* – *несу*. Плавательный колокол. (например, у сифонофор). Синоним – *нектозооид*.

**Нектохета.** От греч. *nektos* – *плавающий* и *chaeta* – *щетинка*. Организм, плавающий с помощью щетинок. Стадия развития червя *Eupromates*, на которой он состоит из трёх щетинконосных сегментов, простомииума и пигидиума (см. **Пигидиум**, **Простомииум**). Синоним – *метатрохофора*.

**Нематоды.** От греч. *nema* (*nematos*) – *нить* и *eidōs* – *сходство, вид*. Самый многочисленный класс червей – круглые черви. Включает паразитические (например, аскариды и трихины) или свободноживущие (элегантная нематода) формы, имеющие нитевидное или цилиндрическое, заострённое с концов тело. Отличительной особенностью нематод является отсутствие клеток, снабжённых жгутиками или ресничками, поэтому спермии у них лишены хвостовой нити (“хвостика”). Полость тела *нематод* не разделена на сегменты, и прочность покровов тела обеспечивается хорошо развитой кутикулой. Легко представить, как любое повреждение покровов круглого червя приводит его к гибели из-за потери внутрисполостных жидкостей. Именно поэтому большинство нематод – это паразитические черви, и мало среди них свободноживущих видов. Нематоды эволюционно более древние и менее “продвинутые” черви, чем кольчецы.

**Нематогон.** От греч. *nema* – *нить* и *gonē* – *семя*. Тонкостенная размножающаяся клетка (в частности, у некоторых мхов).

**Нематоцисты.** От греч. *nema* – *нить* и *kystis* – *пузырь*. Стрекательные капсулы кишечнорастных животных (книдарий), например, чрезвычайно ядовитой древнейшей кубомедузы\*, называемой также морской “осой”. Стрекательные капсулы у кубомедузы располагаются на длинных (до 4 м) щупальцах и содержат смертельный яд (см. **Книдарии**, **Нематоциты**, **Токсины**). Синоним – *книдоциты* (см. **Книдоциты**).

\*Нематоцисты, расположенные на очень длинных щупальцах (4 м), содержат группу нейротоксинов, смертельных для человека.

**Нематоциты.** От греч. *nema* – *нить* и *kutos* – *клетка*. Стрекательные клетки книдарий, расположенные на щупальцах – одни из самых сложных по внутреннему строению и физиологии клеток (см. **Книдарии**). Содержат стрекательную нить (упругий филамент), покрытую ядом, и в спокойном состоянии, свёрнутую в спираль, лежащую в *нематоцисте* (стрекательной капсуле)\* (см. **Нематоцисты**). При раздражении чувствительной щетинки нить выбрасывается и поражает жертву (добычу гидры). Синоним – *книдобласты* (см. **Книдобласты**).

\*Кроме того, нематоциты имеют чувствительную щетинку (книдоциль) и шипы, расположенные у основания нити и помогающие удерживать добычу (см. **Книдоциль**).

**Немертин.** Прогаптон, вырабатываемый немертинами рода *Lineus* (см. **Прогаптоны, Немертины**).

**Немертины.** От имени одной из 50-ти греческих *нерейд*\* – *Nemertes*. Подтип низших червей (тип сколецид), из которых большинство свободноживущие хищные формы; придонные (донные) обитатели океанов и морей, реже пресноводные. Существуют и паразитические формы. Длина тела не более 20 см, хотя встречаются и гиганты до 30 м длиной.

\*Согласно древнегреческой мифологии *Нереиды* – морские нимфы, дочери морского старца – бога Нереея, олицетворяющего спокойное море.

**Неоантигены.** От греч. *neos* – *новый* и *anti* – *против* и *genos* – *род, происхождение*. Новые поверхностные белковые “метки”, возникающие в опухолевых клетках в результате происходящих в них уникальных генетических нарушений (включая мутации). Неоантигены, представляющие самые ранние мутации (мутации в клетках стволовой части опухоли) и происходящие от первой мутировавшей клетки\*, являются самыми перспективными мишенями для проведения специфической таргетной иммунотерапии, поскольку они присутствуют на всех клетках раковой опухоли, а не только у каких-то их разновидностей. Такие неоантигены удалось выявить английским онкогенетикам в 2016 г. у пациентов с раком лёгких (см. **Антигены**).

\*Если опухоль рассматривать как клональное образование, в котором генетическая сложность нарастает по мере роста опухоли и формирования новых популяций раковых клеток, вследствие ветвистости её развития. Считается, что генетический полиморфизм (гетерогенность) клеток опухоли обеспечивает её устойчивость к лекарственным препаратам.

**Неоантропы.** От греч. *neos* – *новый* и *anthropos* – *человек*. Обобщённое название людей современного вида, ископаемых или живущих поныне.

**Неоваскуляризация.** От греч. *neos* – *новый* и лат. *vas* – *сосуд*. 1. Избыточное разрастание (пролиферация) кровеносных сосудов (например, пролиферация сосудов глазного дна, как осложнение при сахарном диабете), или образование сосудов другого вида, не свойственного в норме данной ткани. 2. Образование сосудов в тканях, в которых их в норме нет. Синоним – *реваскуляризация*.

**Неокарпия.** От греч. *neos* – *новый*, *karpos* – *плод* и *-ia* – *условия*. Образование плодов недоразвившимся растениям (как неотения у животных).

**Неокортекс.** От греч. *neos* – *новый* и *cortex* – *кора*. “Новая кора”. Кора больших полушарий человека (“серое вещество”). С эволюционной точки зрения самое молодое образование головного мозга.

Противопоставляется более древним структурам мозга, таким как гиппокамп, обонятельный мозг и медиальная височная доля, в совокупности называемым “древней корой”. Кора представляет собой слоистую структуру, состоящую из разнообразных по морфологии и функциям взаимосвязанных клеток, уложенную в виде причудливо изгибающегося плоского листа (в виде борозд и извилин), состоящего из шести клеточных слоёв. Структурной единицей коры условно считается так называемая *колонка*, внутри которой клетки разных типов распределяются послойно определённым образом от поверхности коры вглубь. Сотни миллионов отростков, отходящих от клеток коры, формируют так называемое “белое вещество” головного мозга. Синоним – *неопаллиум* (см. **Неопаллиум**, **Неоэнцефалон**, **Префронтальная кора**, **Палеокортекс**).

**Неомиртиллин.** От греч. *neos* – *новый* и видового названия черники *Vaccinium myrtillus*. Гликозид, содержащийся в плодах черники. Улучшает сумеречное зрение.

**Неоникотиноиды.** От греч. *neos* – *новый*, *nicotin* и *eidos* – *сходство, вид*. Новый класс пестицидов\* (инсектицидов), имитирующих действие алкалоида никотина (см. **Никотин**).

\*От лат. *pestis* – *зараза, повальная болезнь* и *caedo* (*caedes*) – *убийство*.

**Неопаллиум.** От греч. *neos* – *новый* и лат. *pallium*\* – *покров, покрывало*. Анатомический термин, обозначающий кору больших полушарий головного мозга, покрывающую как плащом эволюционно более древние структуры (см. **Неокортекс**).

\**Pallium* (паллий) – просторный греческий плащ.

**Неоплазия.** От греч. *neos* – *новый* и *plasis* – *образование*. Патологический процесс, приводящий к формированию и росту опухоли. Неоплазию следует рассматривать как результат искажения активности генов, приводящий к образованию опухоли. Термин также можно использовать для обозначения злокачественного роста клеток (см. **Дисплазия**). К сожалению, современная онкология вынуждена рассматривать неоплазию как фатальную неизбежность, обусловленную особенностями эмбрионального развития организма человека и особенностями всей филогенетической истории многоклеточности (см. **Опухолевые маркёры (ОМ)**, **Онкофетальные антигены**, **Дисгенезия**, **Дисэмбриогенез**, **Эмбрионизация**).

**Неопластические клетки.** От греч. *neos* – *новый* и *plastos* – *вылепленный*. Новые клетки, не выполняющие никакой полезной функции в организме. С неопластических клеток начинается формирование опухолей. Они подвергаются селекции, в результате которой отбираются клетки с ускоренным типом пролиферации. Для неопластических клеток характерны следующие отличительные свойства: отсутствие репликативного старения (иммортализация), отсутствие или сниженная потребность в экзогенных факторах роста\*, потеря или ослабление

индукции апоптоза, потеря чувствительности к супрессирующим (ингибирующим) деление сигналам\*\*, независимость от субстрата (*anchorage independence*), блокирование клеточной дифференцировки, генетическая нестабильность\*\*\* и, наконец, изменение морфологии и локомоции. В результате включения процессов *неоангиогенеза* неопластические клетки формируют доброкачественные опухоли.

\*Трансформированные клетки часто сами выделяют факторы роста (аутокринный механизм регуляции пролиферации), либо увеличивают количество рецепторов, связывающих факторы роста, либо включают изменённые каскады внутриклеточных сигнальных событий в отсутствие экзогенных факторов роста.

\*\*Сигналы, которые генерируются при увеличении плотности клеток (“контактное” или “плотностозависимое торможение роста”), или при взаимодействии клеток с матриксом (фибронектином), а также экзогенные факторы, ингибирующие рост клеток (например, TGF-β).

\*\*\*Следует отметить, что *генетическая нестабильность* характерна и для клеточных линий в культуре (культивируемых *in vitro* клеток), что создаёт ряд проблем их применения в биотехнологических процессах, а также для получения тканей и органов с терапевтическими целями.

**Неопласты.** От греч. *neos* – *новый* и *plastos* – *вылепленный*. Особые клетки у плоских червей, сохраняющие свойства эмбриональных клеток, способные к миграции и образованию бластемы, обеспечивающей репаративную регенерацию.

**Неостриатум.** От греч. *neos* – *новый* и лат. *striae* (англ. *stria*) – *полоска, черта, бороздка*. Анатомическая структура конечного мозга, относящаяся к подкорковым узлам (“полосатое тело” – *корпус стриатум*) (см. **Стриатум**).

**Неотенин.** От греч. *neos* – *незрелый, новый*, *teino* – *удлиняю, растягиваю* и *protein* – *белок*. Ювенильный гормон гемолимфы у насекомых, секретируемый в процессе линьки и метаморфоза *прилежащими телами*. Неотенин задерживает метаморфоз нимфы в имаго и увеличивает число линек, происходящих под действием экдизона\* (см. **Экдизоны**).

\*Обнаружено, что в процессе миграции бабочек монархов *Danaus plexippus* через всю Северную Америку в горные леса Бразилии выработалась приспособительная реакция, заключающаяся в том, что мигрируют не все бабочки, а только те, у которых сохраняется недостаток ювенального гормона, делающий бабочек неполнозрелыми. Следовательно, у них вся энергия затрачивается только на перелёт.

**Неотения.** От греч. *neos* – *незрелый, новый*, *teino* – *удлиняю, растягиваю* и *-ia* – *условия*. В эволюционной биологии *неотения* – сокращение онтогенеза, наблюдающееся у некоторых видов организмов, за счёт выпадения его конечных стадий, когда половая зрелость достигается уже в раннем возрасте. При этом в процессе онтогенеза

происходит сохранение ювенальных (ювенильных) черт. Другими словами, *неотения* – это задержка онтогенеза, в результате которой ещё юношеские фазы развития быстро сменяются дефинитивной (окончательной) фазой, характеризующейся способностью к половому размножению. Например, травянистые растения – это неотенические формы древесных растений с генетически обусловленной задержкой развития. Неотенией можно объяснить происхождение женского гаметофита у покрытосеменных. У животных при неотении уже на личиночной стадии онтогенеза половая система достигает конечного уровня развития, позволяя личинкам приступить к размножению. Неотения известна у некоторых червей, ракообразных, паукообразных, насекомых и земноводных (например, она характерна для личинки амбистом – аксолотля). Предполагают, что замедление старения у голого землекопа (*Heterocephalus glaber*) обусловлено некоторой неотенической недоразвитостью. Неотению можно рассматривать как частный случай *гетерохронии* (см. **Гетерохрония**).

Неотения позволяет объяснить, почему люди столь сильно отличаются от шимпанзе, при почти полном совпадении геномов. Анализ экспрессии около 8 тыс. генов из дорзолатеральной префронтальной коры\* у людей, шимпанзе и макак показал, что у шимпанзе и людей активность одной и той же доли генов менялась со временем. Однако около половины генов у людей включались в иное время. При этом оказалось, что около 40 % “поздних” генов у человека начинают работать с задержкой вплоть до подросткового периода. Отсюда можно сделать вывод, что удлинение периода детства даёт больше возможностей для развития мозга и, возможно, увеличения продолжительности жизни (см. **Аббревиация, Голые землекопы (*Heterocephalus glaber*)**).

\*Область головного мозга, в которой у приматов выявляется связь с памятью.

**Неотения неполная.** От греч. *neos* – незрелый, новый и *teino* – удлиняю, растягиваю. Отсутствие метаморфоза в надлежащий срок у личинок, например, у головастика некоторых бесхвостых амфибий (лягушек, жаб, чесночниц, жерлянок) и некоторых видов тритонов. Обычно они остаются личинками на следующий год жизни и продолжают свой рост до необычно больших размеров. Такой вид неотении имеет приспособительное значение для видов, меняющих среду обитания на разных стадиях онтогенеза. Позволяет переживать личиночным формам неблагоприятные для взрослой формы условия жизни и сохранять численность популяции.

**Неотения полная.** От греч. *neos* – незрелый, новый и *teino* – удлиняю, растягиваю. Уклонение в развитии (задержка онтогенеза) у некоторых видов организмов с приобретением способности к половому размножению на незрелой, в частности, личиночной стадии. При этом у личинок половая система достигает стадии развития, характерной для взрослых животных, а все остальные органы сохраняют ювенильные (личиночные) черты.

У некоторых видов хвостатых амфибий, обитающих в глубоких и холодных водоёмах\*, например, у американской *амбистомы* личинки часто достигают размеров взрослого животного (а иногда и больших) и называются *аксолотлем*; у них созревают половые продукты и они начинают размножаться, сохраняя все личиночные признаки. *Неотения* характерна также для тритонов, некоторых червей, членистоногих (некоторых видов ракообразных и паукообразных) и многих растений (мохообразных, папоротникообразных, голо- и покрытосеменных). Механизм задержки онтогенеза связан с пониженной функцией щитовидной железы.

\*Популяции амбистом, обитающие в мелких тёплых водоёмах, проходят онтогенез с полным метаморфозом.

**Неоцентромеры.** От греч. *neos* – *новый*. Название, данное теломерам, которые могут функционировать как центромеры (подменяют центромеры, если те по каким-то причинам перестают функционировать), направляя хромосомы к полюсам клетки при делении. Явление было описано для некоторых видов растений, таких как кукуруза, пшеница, рожь (см. **Центромера**).

**Неоэнцефалон.** От греч. *neos* – *новый* и *enkephalos* (*en-kephale* – *в голове*) – *мозг*. Буквально, новый мозг у высших позвоночных животных – мозговые полушария, покрывающие более древние образования – промежуточный и средний мозг, носящие название *палеоэнцефалон*, или древний мозг. Синоним – *конечный, или большой мозг* (кора больших полушарий).

**Неполное доминирование.** Смещение признаков, при котором гетерозигота занимает промежуточное положение между доминантной и рецессивной гомозиготами. Другими словами, гибрид  $F_1$  ( $Aa$ ) не воспроизводит полностью ни один из родительских признаков, а организмы поколения  $F_2$  не дают классического менделевского расщепления признаков по фенотипу 3:1 (доминантная гомозигота  $AA$  отличается от гетерозиготы  $Aa$ ). При неполном доминировании число фенотипических классов у потомства равняется числу генотипов, т. е.  $3^n$ , где  $n$  – число пар гетерозиготных генов. Неполное доминирование наблюдается для большого числа признаков. Например, у человека по типу неполного доминирования наследуется *гиперхолестеринемия* (см. **Семейная гиперхолестеринемия**)

**Неполное превращение.** Постэмбриональное развитие насекомых, протекающее с образованием специализированных нимф разного возраста. При неполном превращении отсутствуют стадии личинки (*larva*) и куколки (пура), характерные, например, для бабочек.

**Непостоянство генома.** Термин, отражающий процесс постоянного естественного изменения генома (отсутствия статического состояния). Особенно это правомерно в отношении человеческого генома, изменяющегося в каждом новом поколении\*.

\*Непостоянство генома первым осознал Халдан (J. V. C. Haldane), предположивший ещё в 1949 г., что изменчивость генов человека может быть результатом селективной адаптации к паразитам (прежде всего к гельминтам, у которых скорость мутирования соответствует таковой организма-хозяина).

**Нереисы.** От греч. имени морских нимф – дочерей бога Нерея. Семейство морских полихет (многощетинковых червей). Синоним – *нереиды*.

**Неритический.** От греч. *perites* – *морская ракушка*. Населяющий прибрежные морские воды. Неритические рыбы, например, большинство морских карасей (из спаровых, *Sparidae*), а также бычки, камбалы.

**Несахарный диабет.** Редко встречающееся заболевание, причиной которого является дефицит антидиуретического гормона (АДГ), что приводит к нарушению образования вторичной мочи и почки выделяют большое количество первичной мочи (*полиурия*)\* с низкой удельной массой. Клинически проявляется также непреодолимой жаждой (*полидипсией*). Состояние легко купируется с помощью препаратов синтетического АДГ (см. **Вазопрессин**). Синоним – *diabetes insipidus*.

\*Патологическая полиурия может также возникнуть из-за сравнительно редких генетических дефектов аквапоринов (см. **Аквапорины**).

**Несовершенный остеогенез.** Группа редких генетических заболеваний соединительной ткани (нарушение синтеза определённых типов коллагена), характеризующихся высокой ломкостью всех костей. Приводят к абсолютной инвалидизации уже в молодом возрасте. Относятся к так называемым *орфанным заболеваниям*. При одной из форм *несовершенного остеогенеза* склеры глаз окрашиваются в голубоватый цвет, а кончики зубов становятся прозрачными (см. **“Хрустальные дети”**).

**Нетрин (netrin).** Белок (нейротрофический фактор) развивающихся эмбрионов, обеспечивающий правильное направление роста длинных отростков нейронов (регулирует аксональный рост) (см. **Фактор роста нервов**).

**Нефридии.** От греч. *nephridion* (уменьшительное от *nephros* – *почка*). Общее название выделительных органов у беспозвоночных животных. Представляют собой системы канальцев или ветвящиеся эпителиальные канальцы. У многощетинковых червей относятся к сегментарным органам (в каждом сегменте тела находится пара канальцев). Различают: 1. *Протонефридии* (более примитивные и замкнутые со стороны полости тела соленоцитами). 2. *Метанефридии* (открывающиеся в целом нефридии, срастающиеся с целомодуктами и образующие *нефромиксии*) (см. **Нефромиксии, Метанефридии, Протонефридии**).

**Нефрит.** От греч. *nephros* – *почка* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление почек с преимущественным поражением почечных клубочков (гломерулонефрит).

**Нефробластомы.** От греч. nephros – почка, blastos – росток и oma – вздутие, опухоль. Опухоли почек эмбрионального происхождения. Возникают из сохранившихся эмбриональных клеток, которые должны были погибнуть в процессе нормального эмбрионального развития (см. Дифференцировка летальная).

**Нефроз.** От греч. nephros – почка и -osis – состояние. Заболевание почек, затрагивающее в первую очередь почечные канальцы (для заболевания характерны изменения в эпителии почечных канальцев).

**Нефролитиаз.** От греч. nephros – почка и lithos – камень. Почечно-каменная болезнь.

**Нефромиксии.** От греч. nephron – почка и лат. mixtus – смешанный. Буквально, смешанные нефридии. Анатомические структуры у некоторых полихет (*Polychaeta*)\*, образованные слиянием канальцев нефридия (как протонефридия, так и метанефридия) и половых протоков (половых воронок целомодукта). Слияние может быть неполным и полным. В последнем случае орган, возникающий в результате интеграции обеих частей, называется миксонефридием. Отсюда следует, что уже у кольцецов половая и выделительная системы имеют общие выводные протоки (см. Нефридии).

\*Класс многощетинковых кольчатых червей, на каждом сегменте тела которых имеется пара боковых выступов *параподий*, несущих плотные пучки щетинок.

**Нефростом.** От греч. nephros – почка и stoma – рот. Воронка, обращённая в целомическую полость, которой начинаются *метанефридии* у полихет (см. Метанефридии).

**Ниацин.** Синоним никотиновой кислоты.

**Нидаментальные железы.** От лат. nidus (nidum) – гнездо и mente – с той целью. Железы, секреты которых формируют яичевые оболочки у головоногих моллюсков.

**Нидация.** От англ. nidation < лат. nidus – гнездо. Укрепление оплодотворённого яйца на стенке матки после имплантации.

**Нидоген.** От лат. nidus – гнездо (англ. nest) и genan – породить. Гликопротеин внеклеточного матрикса (ВКМ) с М.м. 150 kDa, имеющий гантелеобразную форму. Связывается с ламинами, коллагеном IV типа и белками клеточной поверхности, формируя единую каркасную структуру внеклеточного матрикса (ВКМ). Синоним – *энтактин*.

**Нидус.** От лат. nidus – гнездо. В энтомологии, гнездо или гнездообразная полость.

**Низин.** Один из первых известных антибиотиков, мишенью которого служит пирофосфат, входящий в состав молекулы липида-2, содержащейся только в бактериальной стенке (см. Липид-2). В настоящее время используется только как пищевой консервант.

**Ник (множ. ч. ники).** От англ. nick – зарубка, насечка, щель, прорез. Однонитевой разрыв в ДНК. Например, внесение ника с помощью фермента *никазы* (см. Никазы).

**Никазы.** От англ. nick – *зарубка, насечка* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты *эндонуклеазы*, делающие односторонние разрывы в молекуле ДНК.

**Никотин\*.** Алкалоид листьев табака\*\*, особенно токсичный для беспозвоночных животных. Представляет собой естественную защиту растения от насекомых, поедающих листья. Выяснилось, что никотин снимает симптомы некоторых хронических воспалительных заболеваний и, в частности, таких, как болезнь Альцгеймера, болезнь Паркинсона или язвенный колит\*\*\*. Считается, что из никотина можно получать сильные противовоспалительные средства.

\*Назван по фамилии французского дипломата Жака Нико, который в 1560 г. привёз табак в Европу из Америки.

\*\*Никотин, как и многие другие физиологически активные соединения растений, синтезируется в корнях табака и транспортируется в листья.

\*\*\*Никотин, связываясь с рецепторами на поверхности макрофагов, блокирует массовое образование цитокинов, ответственных за развитие воспалительного процесса.

**Никтинастии.** От греч. nyx (nyktos) – *ночь* и *настии* (см. **Настии**) Движения органов растения (листьев, лепестков и др.), связанные со сменой дня и ночи (с суточными изменениями температуры и освещённости; например, раскрытие лепестков днём и закрытие ночью). Другими словами, *никтинастии* – это движения сна.

**Ник-трансляция.** От англ. nick – *зарубка, щель, прорез* и лат. translatio – *передача*. Процесс репликации ДНК, характерный для ДНК-полимеразы I из *E. coli*, которая способна стартовать в точке одностороннего разрыва в дуплексе ДНК со стороны 3'-ОН конца, вызывая деградацию впереди лежащей последовательности в направлении 5'→3' и замещая её новой последовательностью, комплементарной неповреждённой цепи. На этой реакции полимеризации основан метод введения *in vitro* радиоактивной “метки” в ДНК, в одной из цепей которой предварительно делается односторонний разрыв (“ник”). При наличии в реакционной среде нуклеозидтрифосфатов, меченных изотопами, вновь синтезированная цепь ДНК оказывается радиоактивной. Такую меченую ДНК используют в качестве специфических молекулярных зондов (см. **Зонд**).

**Нимфа.** От греч. nymphē\* – букв. *невеста* (личинка). Предпоследняя стадия развития у многих насекомых, на которой после ряда линек (нимфы первого, второго и т. д. возраста) они превращаются в *имаго*. Нимфа выходит из яйца уже похожей на *имаго* (см. **Неполное превращение**). Биологический смысл преобразований на стадии нимф определяется их специализацией. Нимфы при относительной сохранности взрослого состояния, характеризуются, с одной стороны, упрощением и редукцией, а с другой, прогрессивным развитием ряда органов (например, совершенством ротового аппарата, средств пассивной защиты и т. д.) (см. **Наяда, Пупарий**).

\*В древнегреческой мифологии *нимфами* назывались низшие божества, олицетворяющие различные силы и явления природы.

**Ниппер.** От англ. *ripper* – *тот, кто или то, что кусается, щиплет, клещи*. В зоологии: 1. Клешня рака, или краба. 2. Европейский краб (*Polybius henslowii*). 3. Передний зуб (резец) лошади.

**Ниренберг Маршалл.** Американский молекулярный биолог (род. в 1928 г.), всю жизнь проработавший в системе национальных институтов здоровья (НИИ) США. В 1960-х гг. вместе с Робертом Холли и Харом Гобинтом Кораной расшифровал структуру генетического трёхбуквенного кода (предсказанного Георгием Гамовым), используя дрожжевую бесклеточную систему синтеза белков. К 1966 г. они установили состав и последовательность всех 64 триплетов (кодонов), а в 1968 г. получили за свою работу Нобелевскую премию. Джеймс Уотсон назвал работу Ниренберга расшифровкой “Розеттского камня жизни”.

**Нистагм.** От греч. *nistagmos* – *дремота*. Быстрые, произвольные, следующие друг за другом движения глаз.

**Нистатин.** Полиеновый антибиотик\* (лактон, имеющий крупное кольцо), широко применяемый в практической медицине, против редких, но весьма опасных дрожжевых и грибковых инфекций\*\* (действуют только на клетки, содержащие в составе цитоплазматической мембраны стеролы, особенно *эргостерол* (*эргостерин*)). Нистатин связывается с эргостерином и, тем самым, разрушает клеточную мембрану грибов (см. *Эргостерин*). Обладает выраженной токсичностью, поэтому чаще используется как препарат наружного действия\*\*\*.

\*Полиены не всасываются в кишечнике и поэтому их применяют перорально только для предотвращения микозов кишечника, возникающих на фоне длительной антибактериальной терапии с применением антибиотиков широкого спектра действия.

\*\*Вторым по значимости в лечении микозов является амфотерицин (см. **Амфотерицин**).

\*\*\*Взаимодействует с холестерином также, в результате чего при длительном применении нистатина возникает опасность нефрита и гемолиза эритроцитов.

**Нитрификаторы.** От греч. *nitron* – *селитра* и лат. *facere* – *делать*. Почвенные и пресноводные бактерии (нитритные и нитратные)\*, превращающие аммиак и аммонийные соли в доступные растениям нитраты. Синоним – *нитрифицирующие бактерии*.

\*Другое название, соответственно, *нитрозобактерии* и *нитробактерии*.

**Нитробактерии.** От греч. *nitron* – *селитра*. Бактерии, окисляющие азотистые соли (нитриты) в соли азотной кислоты (нитраты).

**Нитросомы.** От греч. *nitron* – *селитра* и *soma* – *тело*. Аммиачные (нитрофильные) бактерии, поедающие продукты жизнедеятельности водных животных (рыб). Используют в аквариумах для их очистки.

**Нитрофилы.** От греч. *nitron* – *селитра* и *philea* – *склонность*. В буквальном смысле, азотолюбивые виды растений, растущих только на почвах, обогащённых азотом, например, крапива.

**Ниши стволовых клеток костного мозга.** От нем. *Nische* < фр. *niche* – *углубление в стене* < итал. *nicchia* < лат. *nidus* – *гнездо, жилище, помещение*. Отдельные небольшие участки кроветворного костного мозга, образованные стромальными клетками, в которых локализуются стволовые клетки (СК). Ниша создаёт микроокружение, обеспечивающие процессы самообновления (самоподдержания) популяции СК и их дифференцировку при участии локальных механизмов паракринной регуляции. Возможно, что и в любой другой ткани, способной к регенерации, имеются свои СК, локализованные в нишах, создающих для них специфическое микроокружение (см. **Микроокружение, Стромальные клетки**).

**Ниши эпидермальных стволовых клеток.** От нем. *Nische* < фр. *niche* – *углубление в стене*. Участки скопления унипотентных стволовых клеток кожи, формирующиеся на ранних стадиях внутриутробного развития, в которых осуществляется их взаимодействие с клетками нижележащих слоёв дермы. В нишах происходит дифференцировка стволовых клеток в направлении образования волосяных фолликулов, мерокриновых (у человека) или апокриновых потовых, а также сальных желёз и слоёв эпидермиса.

Сравнение геномов человека и неандертальца показало, в частности, отличие генов, регулирующих формирование и работу потовых желёз, а сравнение геномов человека и шимпанзе выявило существенные различия генов, отвечающих за свойства кожи. В коже человека присутствуют особые разновидности *кератина* и *инволюкрина*, обеспечивающие ей повышенную прочность, и водостойкость и доставшиеся нам от неандертальцев (см. **Неандертальцы**).

**Новая сеть канальцев.** В 2018 г. при изучении желчевыводящих протоков с помощью миниатюрной видеокамеры\* американскими врачами была случайно обнаружена сеть микроскопических канальцев, содержащих жидкость. Позднее заполненную жидкостью сеть канальцев, расположенную под кожей носа, а затем и вокруг других органообразующих тканей обнаружил американский патолог Нил Тейзе (Neil Theise). Он предположил, что такая сеть, как своеобразная “буферная ёмкость”, построенная из коллагеновых волокон, существует в организме повсюду, и её следует считать новым, ранее не известным органом\*\*, который может содержать до 1/5 всего объёма жидкости человеческого тела. Нарушения в функционировании этой системы канальцев могут быть связаны с различными заболеваниями, приводящими к *эдеме*, но главное, эта система канальцев может служить транспортным путём для распространения по телу инвазивных (метастазирующих) раковых клеток, которые с потоком жидкости напрямую попадают в лимфатическую систему (см. **Эдема, Глимфатическая система**).

\*Дистанционно управляемая капсула-миникамера для обследования пищеварительного тракта человека (методика носит название “диагностическая капсульная эндоскопия”).

\*\*Этот орган пока не получил своего названия.

**Новообразование.** Термин используется только для описания аномального скопления (разрастания) клеток клонального происхождения, приводящего к образованию опухоли. Его не корректно использовать как синоним термина “рак”. Обычно опухоли делят на доброкачественные и злокачественные, хотя такая классификация не отражает сущность явления и свойств, образующих опухоли клеток. Современные представления о процессах, приводящих к возникновению опухолей, связаны с механизмами генетических или эпигенетических нарушений в программах регуляции пролиферации и дифференцировки клеток, которая идёт в направлении развития опухоли. Синоним – *опухоль*.

**Нодулярный.** От лат. *nodulus* – *узелок* (англ. a knot (*nodus*) – *узел*). Узелковый, или относящийся к узлу (в медицине).

**Нодуляция.** От лат. *nodulus* – *узелок* и *-ia* – *условия*. Процесс образования азотфиксирующими бактериями (в купе с растением, отвечающим на Nod-факторы)\* высокодифференцированных органов – корневых клубеньков\*\*, например, на бобовых растениях семейства *Fabaceae*, *Papilionaceae*, или *Leguminosae*\*\*\*.

\*Факторы, выделяемые бактериями и отвечающие за образование клубеньков.

\*\*В клубеньках бактерии делятся и превращаются в азотфиксирующие *бактероиды*, которые отделены от цитозоля растительной клетки перибактероидной мембраной, имеющей растительное происхождение.

\*\*\*Все три альтернативных названия равноценны.

**Нозематоз.** От названия внутриклеточных паразитов *Nosema* – простейших из отряда микроспоридий и греч. *-osis* – *состояние*. Инвазионное заболевание пчёл (пчелиный понос), вызываемое кишечным одноклеточным спорообразующим паразитом *Nosema apis*, паразитирующим в эпителии средней кишки и мальпигиевых сосудов. Приводит к массовой гибели пчёл во время зимовки (см. **Пибрина**).

**Ноземы.** От названия внутриклеточных паразитов *Nosema* – простейших из отряда микроспоридий. Вызывают *нозематозы* у тутового шелкопряда, пчёл, а также у рыб (см. **Нозематоз**, **Пибрина**).

**Нозерн-блоттинг.** От англ. *northern* – *северный* и *blotting* (*blotting* *raref* – *промокательная бумага* < *blot* – *пятно, клякса*). Метод идентификации молекул РНК, основанный на переносе их из агарозного геля на нитроцеллюлозные фильтры, на которых положение искомым молекул РНК определяют путём гибридизации с соответствующими радиоактивными зондами (см. **Блоттинг**).

**Нозоареал.** От греч. *posos* – *болезнь* и лат. *area* – *площадь, пространство*. Территория, занимаемая какой-либо болезнью или группой болезней (область распространения болезни).

**Нозология.** От греч. *posos* – *болезнь* и *logos* – *учение*. 1. Раздел медицины (патологии), изучающий особенности и характер течения отдельных болезней (нозологических единиц). 2. Наука о классификации болезней. Синонимы – *нозотаксия, нозономия* (англ. *nosotaxi, nosonomy*).

Поскольку многие заболевания проявляются с возрастом, следует заметить, что здоровым можно считать лишь человека, который ни на что не жалуется, и который не прошёл полномасштабного диагностического исследования, включая анализ генных профилей. Увы, современная медицина пока остаётся исключительно нозологической, а не медициной, *формирующей* и *сохраняющей* здоровье.

**Нозокомиальные инфекции.** От греч. *posos* – *болезнь* и *come* (*comes*) – *местечко*. Госпитальные инфекции, проявляющиеся в виде сепсиса, пневмонии или поражения мочевыводящих путей. Часто обусловлены инфицированием оборудования для респираторных процедур, а также длительно стоящих катетеров.

**Нокаутирование (нокаут).** От англ. *knockout* – *буквально, выбивание*. Не очень корректный термин, обозначающий генно-инженерную процедуру, в результате которой аллели целевого гена оказываются “вышибленными” (“вырубленными”), т. е. не функционирующими.

**Нокдаун.** От англ. *knockdown* – *сокрушительный (удар)*. Обратимое подавление экспрессии целевого гена.

**Нома.** От греч. *nomas* – *разъедание, распространение раны* (англ. *spreading*). 1. “Водяной” рак детей – влажная гангрена лица. Лечение проводится по принципу – “много гепарина и много плазмы”. 2. Язвенно-гангренозный стоматит, стоматонекроз, поражающий слизистую оболочку углов рта и щек (при прогрессировании болезни захватывает толщу губ и щёк с отторжением некротических тканей). 3. Язвенно-некротический процесс может развиваться и в половых органах у женщин (*nota pudendi* или *nota vulvae*).

**Номадизм.** От греч. *nomados* – *кочующий* (*nomades* – *кочевники*). Кочевой образ жизни. Думается, что большая часть эволюционной истории человечества протекала в форме номадизма. Племена, группы людей или семьи постоянно находились в движении. Так до сих пор живут современные северные народы – эвенки, чукчи, коряки, ненцы, саамы (лопари), или в недалёком прошлом жили степные племена. Возможно, природный номадизм привёл к освоению человечеством самых дальних уголков планеты, благодаря чему человек является самым космополитическим видом (см. **Бипедализм**).

**Номады.** От греч. *nomados* – *кочующий*. Кочующие популяции или виды животных, а также бродячие, передвигающиеся формы организмов.

Классическим примером животных, кочующих на очень большие расстояния, могут североамериканские дикие олени карибу.

**Номогенез (nomogenesis).** От греч. *nomos* – закон и *genesis* – происхождение. Концепция развития живой природы, согласно которой эволюция осуществляется не на основе естественного отбора, а на основе внутренних закономерностей (заранее предопределённых причин).

Концепция выдвинута в 1922 г. советским географом и биологом Л. С. Бергом (1876–1950) и поддержана биологом-эволюционистом И.И. Шмальгаузенем (1984–1963).

**Номогенный.** От греч. *nomos* – закон и *genan* – порождать. Возникающий естественным путём.

**Номотопный.** От греч. *nomos* – закон и *topos* – место. Буквально, *расположенный в законном месте*, нормально расположенный, расположенный в естественном месте. Например, синоатриальный узел (СА) – это *номотопный* центр возбуждения в проводящей системе сердца (см. **Гетеротопный**).

**Нонактин.** Инофорный антибиотик (избирательно связывает и переносит ионы аммония).

**Нонапептид DSIP.** От лат. *nona* – девятая часть (девятичленный пептид) и аббревиатура DSIP англ. словосочетания “delta-sleep inducing peptide” – *девятичленный пептид, индуцирующий дельта-сон*. Физиологически активный пептид, введение которого бодрствующим животным вызывает быстрое наступление сна.

**Нонпрогрессоры.** Термин для обозначения людей, инфицированных вирусом иммунодефицита (у которых обнаружены антитела к ВИЧ), но которые годами не проявляют никаких клинических признаков болезни.

**Нонсенс-мутации\*.** От англ. *nonsense* – бессмыслица < лат. *non* – не и (*sens*)us – смысл. В буквальном смысле “бессмысленные мутации”. Точковые мутации, вызывающие появление *стоп-кодона* (сигнала терминации трансляции), что приводит к укорочению полипептида. Например, причиной β<sup>0</sup>-талассемии является мутация в 39 кодоне β-глобинового гена, приводящая к образованию стоп-кодона (см. **Анти-терминирующие мутации**).

\*Название таких мутаций обусловлено тем, что образующиеся в результате мутирования кодоны не кодируют ни одну из аминокислот.

**Ноосфера\*.** От греч. *noos* – разум и *sphaira* – шар. Сфера соприкосновения и взаимодействия человека и природы, в рамках которой деятельность человека становится главным фактором воздействия на природу. Биосфера породила разум, разум порождает ноосферу – так возникает состояние, когда всем на планете управляет разум.

\*Понятие ноосферы введено в науку В. И. Вернадским (1863–1945). Следует подчеркнуть, что глобальная разобщённость человечества мешает возникновению ноосферы.

*Стань человеком ноосферы,  
Где отступают мрак и тьма.  
Чтобы крепить остатки веры  
Во всемогущество ума.*

**Нопалин.** Один из *опинов*, способных возбуждать рост опухолей у заражённых растений.

**Норадреналин.** 1. Катехоламин системного действия. 2. Постганглионарный адренергический медиатор. В ЦНС клетки, синтезирующие норадреналин, находятся в стволе мозга, и его синтез (наряду с синтезом нейромедиатора *дофамина*) направляется и регулируется нейронами префронтальной зоны коры головного мозга. В нормальном состоянии префронтальная кора управляет реакциями ствола мозга на стресс и нашим поведением. В условиях стресса миндалина стимулирует избыточный синтез норэпинефрина и дофамина, что приводит к ослаблению влияния префронтальной коры мозга и активирует нейроны миндалины и стриатума. В результате возрастает уровень эмоций и формируется импульсивное поведение (см. **Катехоламины**). Синонимы – *норэпинефрин, артеринол, левартеринол.*

**“Норма реакции”\***. Обозначает диапазон вариации наследственных признаков, обусловленный условиями, в которых протекает развитие организма. Другими словами, способность организма отвечать на действие факторов среды определёнными модификациями. *Норма реакции* всегда генетически обусловлена и может быть очень узкой или, напротив, широкой, а от внешней среды зависит, какой вариант в пределах этой *нормы реакции* реализуется. Например, внешняя среда никак не влияет на группы крови у человека, но масса тела и рост – признаки, зависимые в определённой степени от качества питания и образа жизни индивида.

\*Понятие введено советским биологом И. И. Шмальгаузенем (1884–1963) в 30-е гг. XX века.

**Нормальная микрофлора.** Совокупность микроорганизмов, постоянных контаминантов, присутствующих у всех людей (на поверхности кожи и слизистых оболочках, соприкасающихся с внешней средой, включая нос, рот, глотку, вплоть до верхних дыхательных путей), а также в кишечнике. Микроорганизмами обильно заселено влагалище; они присутствуют и в верхних отделах уретры у представителей обоих полов. В состав нормальной микрофлоры входят как бактерии различных родов и видов, так и микроскопические грибы. Микрофлора, обитающая на разных участках тела, различается как количеством клеток, так разнообразием видов (особенно обильно микрофлора представлена в толстом отделе кишечника). В привычных анатомических зонах обитания микрофлора в норме непатогенна (исключая иммунодефицитные состояния организма)

(см. **Колонизационная резистентность, Биом, Микробиом, Метагеном**).  
Синонимы – *микробиом, биом*.

**Нормобласт.** От лат. norma – *установленная мера (порядок)* и blast – *росток*. 1. Кроветворная клетка, находящаяся на стадии созревания эритроцита после эритробласта (макробласта), предшественник ретикулоцита. При ускоренном (напряжённом) эритропоэзе нормобласты иногда появляются в периферической крови. 2. Конечная стадия дифференцировки (развития) эритроцита. Синоним – *нормоцит*.

**Нормоволемия.** От лат. norma – *установленная мера*, англ. volum – *объём* и греч. haima – *кровь*. Нормальный объём крови в организме (у взрослого человека 4-6 л).

**Нормокопия.** Организм с нормальным фенотипом при мутантном генотипе (см. **Фенокопия**).

**Норовирусы\***. Небольшие (24–40 нм) икосаэдрической формы РНК-содержащие вирусы семейства *Caliciviridae\*\**, вызывающие гастроэнтериты у всех возрастных групп населения с преимущественным поражением детей младшего возраста. Геном вируса представлен одноцепочечной полиаденилированной РНК (от 7,3 до 8,3 тыс. оснований у разных представителей семейства) и имеет три открытые рамки считывания (ORF-1, -2, -3). ORF-1 кодирует *полипротеин* – предшественник шести неструктурных белков норовирусов: Р48, Р41(НТФаза), Р22, VPg, 3С-подобная протеаза и РНК-зависимая РНК-полимераза. ORF-2 кодирует главный белок капсида VP1, образующий оболочку вириона. ORF-3, расположенная на 3'-конце, содержит последовательность, кодирующую малый структурный протеин VP2, повышающий экспрессию ORF-2 и стабилизирующий структуру вириона.

\*От названия города Норфолк (Norfolk, штат Огайо, Ю.-В. США; первоначально вирус так и назывался Норфолк), где в 1968 г. была зарегистрирована вспышка острого гастроэнтерита у младших школьников, а в 1972 г. в образцах фекалий, полученных во время вспышки, был обнаружен вирус, вызвавший её.

\*\*От лат. calix – *глубокая чашка, бокал* (название дано из-за наличия у вирусных частиц глубоких углублений, видимых в электронный микроскоп). Принадлежность к семейству *Caliciviridae* выявлена путём секвенирования генома вируса.

**NO-синтаза.** Фермент эндотелиальных клеток (eNOS), синтезирующий оксид азота (NO) в организме человека, а также других животных. Этот газ в норме участвует во многих физиологических и биохимических процессах, таких как иммуномодуляция, снижение тонуса стенок кровеносных сосудов, передача нервных импульсов\* (см. **Оксид азота**).

\*Гиперпродукция NO при инфекционно-токсическом шоке приводит к опасной гипотензии, сердечно-сосудистой недостаточности и развитию кардио-вазкулярного шока.

**Нотальный.** От греч. *noton* (*notos*) – *спина*. Относящийся к спине, спинной. Синонимы – *дорсальный* (дорзальный), *тыльный*.

**Нотатин.** От лат. *notatio* – *назначение* и греч. *protein* – *белок*. Фермент *глюкозооксигеназа*. Синоним – *глюкозоаэродегидрогеназа*.

**Нотоподий.** От греч. *noton* (*notos*) – *спина* и *podos* – *нога*. Спинная ветвь параподии у полихет.

**Нотохорд.** От греч. *noton* (*notos*) – *спина* и *chorda* – *спинная струна* (англ. *notochord* – *спинная струна, хорда*). 1. У низших позвоночных первичная поддерживающая осевая структура туловища. 2. Предшественник настоящего скелета, а также структура, участвующая в формировании нервной системы. 3. У эмбриона позвоночных осевая структура в форме струны – основа в закладке позвонка. 4. Слепое впячивание с узким просветом внутри, отходящее в самом начале глотки от её дорсальной части кпереди и заходящее внутрь хоботка, у полухордовых. Нотохорд развивается из энтодермы, как и хорда у хордовых животных. Синонимы – *спинная струна, хорда*.

**Нотохордальный.** От греч. *noton* (*notos*) – *спина* и *chorda* – *спинная струна*. Относящийся к хорде, хордовый.

**Нотум.** От греч. *noton* (*notos*) – *спина*. Спинка грудного сегмента (в энтомологии).

**Ноцицептивный.** От лат. *nocere* (*nocitum*) – *причинять вред, наносить ущерб* и *receptio* – *принятие, приём*. Раздражитель, вызывающий ощущение боли.

**Ноцицептивные рефлексы.** Рефлексы, отличающиеся характерными особенностями: 1. Всегда сопровождаются движениями, направленными на устранение воздействий, вызывающих боль. 2. Подавляют все другие, одновременно возникающие рефлексы. 3. Носят повелительный характер (обычно организм не способен их затормозить). В общебиологическом смысле ноцицептивные рефлексы играют охранительную, защитную роль.

**Ноцицепторы.** От лат. *nocere* (*nocitum*) – *причинять вред, наносить ущерб* и *receptio* – *принятие, приём*. Экстеро- и интерорецепторы, или ганглионарные нейроны, проводящие болевые сигналы\*, раздражение которых вызывает ощущение боли. Обычно к ним относят свободные нервные окончания, обладающие соответствующей специфичностью. В то же время *ноцицептивным* может быть любое сильное раздражение\*\*, поэтому и любые другие специализированные рецепторы могут быть ноцицепторами. *Ноцицепторы* также относят к группе *хеморецепторов*, поскольку чувство боли связано с освобождением *брадикининов* и ионов кальция (см. **Брадикинин, Рецепторы**).

\*В экспериментах на кузнечиковых, или скорпионовых, хомячках (*Onychomys torridus*), питающихся арizonскими древесными скорпионами, установлено, что грызуны защищены от боли, вызываемой ядом этих паукообразных двумя мутациями в белках натриевых каналов Nav 1,7 и Nav 1,8 в нейронах, проводящих болевой сигнал. При воздействии яда

скорпионов на хомячков эти каналы блокируются, и нейроны утрачивают свою проводимость.

**\*\*Боль** можно рассматривать только как комплексную функцию. Все сильные раздражители (механические, звуковые, электрический ток, ядовитые вещества, холод и жар), способные вызвать повреждение организма, причиняют боль.

**Нуклеаза S1\***. Специфическая эндонуклеаза, разрезающая только одноцепочечные участки ДНК. Другими словами, фермент, специфически деградирующий одноцепочечные (неспаренные) участки в ДНК. Клетки, стимулированные к пролиферации, становятся чувствительными к нуклеазе S1 задолго до начала синтеза ДНК.

\*Буква S взята от англ. слова single – *одиночный*.

**Нуклеаза микрококковая**. От лат. nucleus – *ядро* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Эндонуклеаза из микрококков, расщепляющая ДНК хроматина в межнуклеосомных участках.

**Нуклеазы**. От лат. nucleus – *ядро* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это ферменты. Общее название гидролитических ферментов (гидролаз), расщепляющих фосфодиэфирные связи в полинуклеотидных цепях нуклеиновых кислот с образованием моно- и олигонуклеотидов. Подразделяются на *рибонуклеазы* и *дезоксирибонуклеазы*, а также на *неспецифические нуклеазы*. Кроме того, нуклеазы подразделяются на *эксонуклеазы* (отщепляют концевые нуклеотиды со стороны 5'- или 3'-концов полинуклеотидов) и *эндонуклеазы*, проводят расщепление внутри полинуклеотидной цепи. Новосибирскими учёными обнаружена *противоопухолевая* и *антиметастатическая* активность нуклеаз (РНказы А и ДНКазы I) на моделях метастазирующих опухолей мышей – гепатоме А1 и карциноме лёгких Льюиса. Синонимы – ДНКазы и РНказы.

Впервые идею о противоопухолевом потенциале ДНКазы I высказал советский учёный Рудольф Иосифович Салганик (Salganik et al., 1967).

**Нуклеарная семья**. Семейная пара волков, производящих потомство, вокруг которой формируется стая. Понятие, используется для описания социальной организации у волков.

**Нуклеация**. От лат. nucleatus – *косточковый* (nucleus – *ядро*) и -ia – *условия*. У термина не одно смысловое значение. Во-первых, он обозначает процесс начала полярной полимеризации G-тубулинов (тубулиновых мономеров) с образованием F-тубулинов (плюс/минус-концы), формирующих микротрубочки. Нуклеация *обычно* происходит в чётко ограниченном участке клетки (органелле), получившей название *центр организации микротрубочек* (ЦОМТ), роль которого в клетках животных играют *клеточные центры* (*центросомы*), а также *полярные тельца*. Минус-концы микротрубочек всегда направлены в сторону ЦОМТ. Считается, что они заблокированы специальными белками, предотвращающими деполимеризацию тубулинов (см. **Центросома**). Во-вторых, нуклеация – это процесс инициации самосборки вирусной частицы.

**Нуклеин.** От лат. *nucleus* – *ядро* < *nux* – *орех* (ядро ореха). Название, которое дал швейцарский врач и биохимик Фридрих Мишер\* в 1868 г. органическому веществу, которое он выделил из ядер клеток гноя, а затем в 1874 г. и из молок лосося. Ученик Мишера Рихард Альтман в 1889 г. переименовал нуклеин в *нуклеиновую кислоту*. Позднее немецкий биохимик Альбрехт Коссель выделил из нуклеиновой кислоты два пиримидина, которые он назвал *цитозином* и *тиминном*, и два пурина, названные *гуанином* и *аденином*. В 20-х годах XX века П. Левен и У. Джонс показали, что существуют два различных типа нуклеиновых кислот, названных *рибонуклеиновой (РНК)* и *дезоксирибонуклеиновой (ДНК)* (см. **Гуммиарабик**).

\*Увы, сам Мишер отвергал мысль о том, что в нуклеине может быть закодирована генетическая информация, поскольку соединение казалось ему слишком простым и однообразным, для того, чтобы претендовать на роль хранителя наследственных признаков (см. **Мишер Иоганн Фридрих**).

**Нуклеиновые кислоты (НК).** Высокомолекулярные органические соединения (биополимеры), образованные путём полимеризации нуклеотидов. В зависимости от состава углеводов делятся на *дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК\*, DNA)* и *рибонуклеиновые кислоты (РНК, RNA)*. Первичная структура НК определяется последовательностью нуклеотидов. Главные функции НК в клетках – хранение, передача и реализация генетической информации. В клетках находятся главным образом в комплексах с белками. ДНК локализована в ядре в виде хроматина, а также в виде кольцевых молекул в митохондриях (см. **Мишер Иоганн Фридрих**).

\*Первоначально ДНК носила название *тимонуклеиновая кислота* (см. книгу Эрвина Шредингера “Что такое жизнь с точки зрения физика?”, 1944 г.).

**Нуклеогистон.** От лат. *nucleus* (*nux*) – *косточка, ядро* и *гистон*. Устаревшее название ДНП (дезоксирибонуклеопротеина) – главного компонента хроматина ядра – сложного нуклеиново-белкового комплекса. В состав нуклеогистона (ДНП) входят линейные молекулы ДНК и миллионы молекул гистонов (до 60 млн.) на ядро (см. **Гистоны, Нуклеосома, Хроматин**).

**Нуклеоид.** От лат. *nucleus* – *ядро* и греч. *eidos* – *похожий*. Структурная часть бактериальных клеток, содержащая геномную ДНК, не отделённая от цитоплазмы мембраной. Другими словами, нуклеоид – это область нуклеоплазмы, в которой локализована бактериальная “хромосома”, носящая также название *генофор*. Эта область содержит все белки, необходимые для процессов репликации и транскрипции ДНК, а также процессинга самого нуклеоида. Нуклеоид – постоянный наследственный аппарат бактерий; часто выглядит как бобовидное образование (зона) в центральной части клетки бактерии и содержит обычно замкнутую *кольцевую* двухцепочечную молекулу ДНК, длиной

не менее 1,2 мкм, ассоциированную с небольшими по размерам (9–28 kDa) гистоноподобными белками (HU, HI, INF, H, а также протаминоподобным белком HLP). В нуклеоиде может быть локализована одна кольцевая молекула ДНК\*\* или несколько молекул как, например, у *Azotobacter vinelandii*. Геном этой бактерии может содержать до 40 молекул ДНК, организованных в один нуклеоид. У других бактерий, например, у *Bacillus subtilis* в геноме может содержаться от 2 до 9 одинаковых молекул ДНК, локализованных в нескольких нуклеоидах. Нуклеоиды прикреплены к плазматической мембране в фиксированных точках – точке начала репликации – *oriC* (англ. origin – начало) и точке её завершения – *terC*\* (от англ. terminate – ставить предел, завершаться). В нуклеоиде существуют также и неспецифические точки контакта с мембраной\*\*\*. Нуклеоид – это своеобразный аналог ядра эукариотических клеток. Сравнение правомерно ещё и потому, что компоненты аппарата транскрипции/трансляции не проникают внутрь нуклеоида, а формируют за его пределами временно существующие комплексы в виде петель ДНК, несущих молекулы ДНК-зависимой РНК-полимеразы, с отходящими от них новообразованными мРНК и сидящими на них рибосомами, осуществляющими трансляцию. Синонимы – *нуклеоплазма, центральное тело*.

\*Точка окончания репликации – точка встречи двух реплисом.

\*\*В редких случаях у бактерий встречаются линейные молекулы геномной ДНК (линейные “хромосомы”), как, например, у *Agrobacterium tumefaciens*.

\*\*\*Бактериальную хромосому, связанную с плазматической мембраной, можно выделить в виде крупного комплекса ДНК-РНК-мембрана, называемого *конденсированной хромосомой*.

**Нуклеокапсид.** От лат. nucleus – ядро, capsula – ящичек, ларчик и греч. eidos – сходство, вид. Структура, состоящая из нуклеиновой кислоты вируса и белков капсомеров (см. **Капсид, Капсомеры**). Молекулы нуклеиновых кислот в вирусных частицах могут быть упакованы двумя основными способами, в результате чего возникают два типа структур: 1. Палочковидные, в которых белковые субъединицы связываются напрямую с нуклеиновой кислотой, располагаясь в периодическом порядке вдоль её молекулы, сворачивающейся в спираль. Такие вирусы имеют структуру нуклеокапсида со *спиральной симметрией*. Примером спиральной конструкции может служить вирус табачной мозаики (ВТМ), или парамиксо- и рабдовирусы. Изначально такая конструкция и получила название *нуклеокапсид*. 2. Сферические или изометрические двадцатигранники, когда капсомеры сгруппированы в 20 треугольников (так называемый, икосаэдр) и образуют фигуру, внешне напоминающую сферу.

Термин *нуклеокапсид* обычно используется в тех случаях, когда центральная (коровая) нуклеиновая структура (нуклеоид) представляет собой подструктуру более сложной вирусной частицы и одета в наружную

мембрану, называемую *оболочкой*. Все вирусы человека со спиральным нуклеокапсидом одеты в оболочку, а вот вирусы с икосаэдрической формой нуклеокапсида могут быть с оболочкой или без неё.

В “изометрических” частицах нуклеиновая кислота уложена таким образом, что способ её упаковки геометрически не связан со структурой капсида. Например, у паповавирусов двухцепочечная кольцевая ДНК “одета” гистонами (кроме гистона H1) и образует настоящие нуклеосомы. В большинстве случаев нуклеиновые кислоты у вирусов имеют подвижные связи со своим белковым “чехлом” (см. **Вирусные структуры**).

**Нуклеолин.** От лат. *nucleolus* – *ядрышко* и греч. *protein* – *белок*. Ядрышковый аргентофильный белок (М.м. 110 kDa, обозначают как C23). Играет важную структурную роль в процессе транскрипции прерибосомальной РНК (45S РНК).

**Нуклеолинус.** От лат. *nucleolus* – *ядрышко* и *linum* – *лён* (нить). Фёлген-положительные гранулы в ядрышке (тонкие гранулярные компоненты ядрышка, содержащие прерибосомные частицы 55S и 40S РНП).

**Нуклеомеры.** От лат. *nucleus* – *ядро* и греч. *meros* – *часть*. Дискретные структуры фибрилл хроматина, диаметром 30 нм, возникающие на втором уровне компактизации ДНК, обеспечиваемом только гистонами, в частности гистонами H1 (см. **Соленоиды, Супербиды**).

**Нуклеонемы.** От лат. *nucleus* – *ядро* и *nema* – *нить*. Структурные компоненты ядра (ядерные нити, или осевые белковые нити), связанные с ядерной оболочкой и формирующие рыхлую фиброзную сеть, располагающуюся между участками хроматина. Нити внутриядерного остова морфологически выявляются только после экстракции хроматина. Считается, что фибриллы хроматина в нативных клеточных ядрах прикрепляются к этим осевым белковым нитям, формируя структуру, напоминающую ёршик для мытья бутылок (см. **Матрикс ядерный**).

**Нуклеопетальный.** От лат. *nucleus* – *ядро* и *peto* – *стремиться, добиваться, домогаться* (англ. *to seek*). 1. Органоид, структура, везикула, карго (белок), движущиеся по направлению к ядру клетки. 2. Нервный импульс, движущийся по направлению к какому-либо ядру в ЦНС (см. например, **Базальные ядра**).

**Нуклеоплазма.** От лат. *nucleus* – *ядро* и греч. *plasma* – *нечто вылепленное*. 1. Жидкое содержимое ядра. Осуществляет контакт, но не непосредственный, с основной плазмой через ядерные поры, которые представляют собой своеобразные динамичные клапаны. 2. *Нуклеоплазмой* также называют часть ядра, расположенная вне ядрышек (см. **Кариоплазма**).

**Нуклеоплазмин.** От лат. *nucleus* – *ядро*, греч. *plasma* – *нечто вылепленное* и *protein* – *белок*. Крупный ядерный белок (М.м. 125 kDa), состоящий из пяти субъединиц и принимающий участие в структуризации хроматина. Со стороны С-конца белок имеет последовательность, обозначаемую как NLS (от англ. понятия *nuclear localization sequences*),

представляющую собой специальный кариофильный сигнал, с помощью которого белок проходит через ядерную пору, разрыхляя FG-филаменты транспортёра\*. Но прежде, ему необходимо связаться с белками *импортинами*  $\alpha$  и  $\beta$  (см. **Импортин**, **Транспортёр**).

\*Нуклеоплазмин – белок, у которого впервые были обнаружены аминокислотные последовательности ядерной локализации (NLS-последовательности) (см. **Кариофильные белки**).

**Нуклеопорины.** От лат. *nucleus* – *ядро*, греч. *poros* – *отверстие* и *protein* – *белок*. Белки ядерного порового комплекса (ЯПК, или NPC – *nuclear pore complex*), состоящего из более 1000 уникальных белков, масса которых в 30 раз больше, чем масса рибосомы. Насчитывается от 50 до 100 видов ЯПК, собранных примерно в 12 субкомплексов. ЯПК закрепляется в стенке мембранной перфорации (отверстия) интегральными белками – гликопротеидами gp 210 и POM121.

**Нуклеосома.** От лат. *nucleus* – *ядро* и греч. *soma* – *тело*. Основная повторяющаяся структурная единица хроматина\* – нуклеопротеидная частица, включающая восемь гистонов (октамер) – по две молекулы гистонов H2A, H2B, H3 и H4, образующих коровую частицу, или *кор*, и одну молекулу гистона H1. На поверхности кора располагается ДНК длиной 146 пар оснований, делающая 1,75 оборота вокруг кора, а 54 пары образуют *линкер* – участок, не связанный с белками сердцевины и соединяющий две соседние нуклеосомы. Линкер, который у разных видов может варьировать по длине от 8 до 114 пар на нуклеосому, прикрывается гистонами H1 (см. **Гистоны**). Обычно некоторые остатки аминокислот в гистонах нативных нуклеосом модифицированы. К ним могут быть присоединены метильные, ацетильные или фосфатные группы, а также более сложные молекулы, такие как биотин, полипептиды убиквитин и SUMO\*\*, и цепочки ADP-рибозы. Синоним – *ни-частицы*, от греч. буквы *v* (*v-частицы*).

За расшифровку трёхмерной структуры нуклеосом английский биолог А. Клюб (A. Klug) в 1982 г. получил Нобелевскую премию по химии. Следует отметить, что у низших эукариот *динофлагеллят* нет обычных нуклеосом и, соответственно, гистонов.

\*В настоящее время стало очевидным, что расположение октамеров гистонов на молекуле ДНК далеко не случайно, а зависит от её первичной структуры. Нуклеосомы могут располагаться в определённых местах молекулы ДНК (явление *позиционирования*), что определяется особенностями локальной структуры ДНК и белками, взаимодействующими с определёнными последовательностями. Позиционирование определяет, какие регионы ДНК находятся в линкерной области, и какой стороной ДНК примыкает к гистонам. Некоторые активно транскрибирующиеся гены не обладают нуклеосомной структурой.

\*\*Аббревиатура от англ. словосочетания “small ubiquitin-related modifier” – буквально, *небольшой убиквитин связанный (похожий)*

*модификатор* (семейство белков-модификаторов, преобразующих другие белки и, в частности, гистоны).

**Нуклеофозин.** От лат. *nucleus* – *ядро*, *fossa* – *ямка, канава* и греч. *protein* – *белок*. Ядрышковый аргентофильный белок (М.м. 37 kDa, обозначается как В-23). Обнаруживается в зонах гранулярного и плотного фибриллярного компонентов ядрышка (ПФК). Предполагают, что В-23 участвует в промежуточной и терминальной стадиях сборки прерибосом и их транспорте в цитоплазму. Синоним – *ньюматрин*.

**Нулевая (нулевой) аллель.** Вариант гена, неспособный вследствие мутации кодировать функционально активный белок (см. **Нуль-мутация**). Синоним – *молчащая (молчащий) аллель*.

**Нуллисомик.** От лат. *nullus* – *никакой, ничто* (итал. *nulla*) и греч. *soma* – *тело*. Организм, в клетках которого отсутствует одна пара гомологичных хромосом, характерных для нормального кариотипа. Организмы нуллисомики обычно нежизнеспособны.

**Нуллисомия.** От лат. *nullus* – *никакой, ничто*, греч. *soma* – *тело* и *-ia* – *условия*. Геномная мутация, характеризующаяся полным отсутствием в кариотипе клетки пары хромосом (потеря обоих гомологов пары хромосом).

**Нуллисомная гамета.** От лат. *nullus* – *никакой, ничто* и греч. *soma* – *тело*. В гаплоидном наборе нуллисомной гаметы отсутствует одна из хромосом. В *дисомной гамете*, напротив, какая-либо хромосома представлена двумя гомологами.

**Нуль-мутация.** От нем. *null* < лат. *nullus* – *ничто, никакой*. Мутация, полностью выключающая ген. Другими словами, мутация, элиминирующая функцию гена (см. **Нулевая аллель**).

**Нутация.** От лат. *nutatio* – *колебание, качание, шатание*. Вращательные движения растущих апикальных частей (усов и стеблей) у вьющихся растений, в результате чего они закрепляются на опорах (например, у гороха). Нутация обычно происходит по часовой стрелке.

**Нутригенетика.** От лат. *nutrio* – *кормить, питать, воспитывать* и *гентика*. Наука о правильном питании (генетика питания), позволяющая сохранять и приумножать здоровье.

**Нутриенты.** От лат. *nutrio* (*nutritum*) – *кормить, питать*. Питательные вещества, содержащиеся в пище. К ним относятся белки (животного и растительного происхождения), жиры (насыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные) и углеводы (моно – и полисахариды), а также витамины и микроэлементы (см. **Фитонутриенты**).

**Нутрицевтики.** От лат. *nutrio* – *кормить, питать, воспитывать* и (фарма)*цевтика*. Средства для лечебного питания.

**Нуцеллус.** От лат. *puscella* – *орешек*. Ядро, центральная часть семяпочки (семенного зачатка), соответствующая мегаспорангию. У семенных растений функционирующий семязачаток (мегаспорангий) представляет собой многоклеточное тело семяпочки, окружённое одним

или двумя покровами (*интегументами*). В нуцеллусе находится зародышевый мешок, содержащий яйцеклетку, из которой после оплодотворения развивается зародыш (см. **Перисперм**).

**Нуцеллярная эмбриония.** Образование зародыша из клеток *нуцеллуса* семязачатка, т. е. за пределами зародышевого мешка (см. **Нуцеллус, Интегументальная эмбриония**).

*Ты никогда не будешь знать достаточно, если не будешь знать больше, чем достаточно.*

## О

*Мы должны всегда помнить, что человечество живёт только за счёт милосердия Природы.*

**Обелин.** От родового названия морского колониального гидроидного полипа *Obelia*\* и греч. *protein* – белок. Фотопроtein, представляющий собой мономерный фосфобелок (фосфопrotein) с М.м. 30 kDa. Для обелина характерен спектр люминисценции с максимумом излучения при 469 нм. По основным физико-химическим свойствам обелин сходен с другим фотопroteinом *акворином*.

\*От греч. *obelus* – *вертел*.

**Облатка.** От лат. *oblatus* (*offero*) – *предлагать*. 1. Капсула для порошков с неприятным (горьким) вкусом. Синоним (англ.) – *sachet*. 2. Католическая просфора.

**Облигатный.** От лат. *obligatus* (*ob-ligo*) – *связанный, скреплённый*. Обязательный, не имеющий выбора, не имеющий другого пути, безальтернативный. Например, *облигатные анаэробы* (см. **Факультативный**).

**Облитерация.** От англ. *obliteration* – *стирание, прекращение, сплющивание* < лат. *oblitteratio* – *изглаживание*, в переносном смысле, *забывание* (*oblitterus* – *забытый*). 1. В анатомии и физиологии – сплющивание или заращение просвета кровеносного сосуда (например, при облитерирующем эндартериите) или естественной полости органа, путём заполнения фиброзной тканью, например, в результате инфекционного процесса. 2. В ботанике – термин, обозначающий сплющивание клеток в процессе развития растительного органа.

**Оболочка клеточная.** Представляет собой своеобразный наружный скелет растительной, дрожжевой, грибной и бактериальной клетки. У эукариотических клеток оболочка состоит из двух компонентов: аморфного гелеобразного матрикса и опорной фибриллярной системы. Так у растений в состав матрикса входят гемицеллюлозы (в основном урони́ды) и *пектины*, а опорные фибриллы представлены *целлюлозой* ( $\beta$ -1,4-полиглюкозаном). У дрожжей оболочки состоят из *глюкана* ( $\beta$ -1,3-полиглюкозан), а у грибов из *хитина*. У бактерий оболочки

различаются в зависимости от их способности окрашиваться по Грамму (см. **Муреин**). У некоторых видов, как грамположительных, так и грамотрицательных бактерий выявляется ещё и капсула, состоящая из определённого вида полипептидов и полисахаридов.

**Оболочка оплодотворения.** Структура поверхности яйцеклетки, возникающая после проникновения в яйцеклетку головки и шейки сперматозоида, препятствующая проникновению других спермиев.

**Образ-распознающие рецепторы.** От англ. pattern recognition receptors (PRR). Компоненты врождённого иммунитета, различающие “своё-чужое”. Распознают чужеродные агенты (углеводы и липиды, отличающиеся от человеческих), или, по-другому, “молекулярные образы” на поверхности микроорганизмов, которые также называют *патоген-ассоциированными молекулярными образцами* (от англ. pathogen-associated molecular patterns) (см. **Toll-подобные рецепторы, Эндотоксины, Липид А**). Синоним – *Toll-подобные рецепторы* (TLR).

**“Обратная генетика”.** Выражение, использующееся для обозначения метода вычисления ДНК-последовательности по последовательности аминокислот в белке – “обратная трансляция”, на основании генетического кода.

**Обратная связь сомы и зародышевой линии.** Уникальное явление, в результате которого преодолевается *барьер Вейсмана* (см. **Барьер Вейсмана**). Характерно для переменных областей соматических иммуноглобулиновых генов (V-, D-, J-элементов) и обеспечивает их интеграцию в половые клетки (клетки зародышевых линий). Путь передачи генетической информации от клеток сомы к зародышевым клеткам (*обратная связь*) начинается с процесса обратной транскрипции РНК-овых матриц мутировавших VDJ и VJ генов в молекулы кДНК. Последующая передача молекул кДНК от клеток сомы в зародышевые клетки возможна с помощью эндогенных ретровирусов, играющих роль межклеточных векторов, с заключительной рекомбинацией трансдуцированных копий с гомологичными областями V-генов в половых клетках. Биологический смысл процесса обратной связи сомы и зародышевой линии заключается не только в обеспечении вертикальной передачи приобретённого иммунитета (в результате потомкам передаётся иммунологическая компетентность, приобретённая родителями), но и в уменьшении вредных эффектов случайного генетического дрейфа, потенциально направленного на уменьшение репертуара V-генов в зародышевой линии. Другими словами, процесс направлен на сохранение или увеличение числа открытых рамок считывания в зародышевых линиях, которому препятствуют случайные мутации, приводящие к появлению стоп-кодонов (см. **Соматическое гипермутирование, Центры размножения**).

**Обратная транскрипция\*.** Синтез ДНК на матрице РНК при участии фермента *обратной транскриптазы* (ревертазы) (РНК-зависимый синтез ДНК, катализируемый ревертазой) (см. **Ревертаза**).

Открытие процесса обратной транскрипции показало, что возможно движение генетической информации от РНК к ДНК, или, точнее, в петле ДНК→РНК→ДНК. *Обратная транскрипция – универсальный механизм эволюционных преобразований геномов высших позвоночных и млекопитающих, в том числе и человека, структура генома которого – результат повсеместного вмешательства обратного транскрибирования различных последовательностей в виде кДНК и её последующих транспозиций* (см. **Псевдогены, Ретротранспозоны, Транспозоны**).

\*Первоначально обратная транскрипция была открыта как важнейший элемент репликации ретровирусов (см. **Ревертаза**).

**Обструкция.** От лат. obstructio – *препятствие, закрытие*. Закрытие просвета трубчатого органа. Например, *обструкция* верхних дыхательных путей при синдроме обструктивного апноэ сна, или при воспалительных инфекционных процессах (псевдомембранозные плёнки на поверхности миндалин и в горле при дифтерии) (см. **Обтурация, Ронхопатия**).

**Обтурация.** От лат. obturare – *закупоривать, закрывать* (просвет). Закупорка просвета органа. Например, *обтурирующий* тромб в кровеносном сосуде, приводящий к омертвлению тканей, или *обтурация* просвета кишки желчным камнем, наконец, *обтурационная* (механическая) желтуха.

**Овальбумин.** От лат. ovum – *яйцо* и albumen – *белок* < albus – *белый*. Белок яйца (разновидность альбумина). Синтезируется в яйцеводах птиц после воздействия эстрадиола и используется развивающимся эмбрионом птиц в качестве источника аминокислот.

**Овариальный.** От англ. ovary – *яичник* (лат. ovarium – *яичник* < ovum – *яйцо*). 1. Относящийся к яичнику. 2. В ботанике, относящийся к завязи.

**Овариолы.** От лат. ovariole\* – *маленькие яичники*, а также *яйцевая трубка*. У насекомых длинные ветви яичников (яйцевые трубочки), в которых развиваются ооциты. Обычно каждая овариола начинается в области грудных сегментов тела терминальным филаментом и продолжается в эллиптический по форме гермарий (см. **Гермарий**). Число овариол сильно варьирует – от четырёх\* (у чешуекрылых, точнее у высших бабочек) до 160–180 у пчёл и даже нескольких тысяч у термитов. Овариолы насекомых бывают нескольких типов: *паноистические* (наиболее примитивные), в которых отсутствуют *трофоциты* (см. **Овариолы паноистические, Трофоциты**), *телотрофические* – трофоциты образуют скопления возле каждого развивающегося ооцита и *политрофические* – каждый ооцит окружён пятнадцатью интактными трофоцитами, которые по мере созревания ооцита сморщиваются.

\*У жуков семейства *Coprinae* яичник образован только одной овариолой, а у мухи *цеце* и других живородящих – двумя (одной парой). У колорадского жука в течение жизни число овариол у одной особи может увеличиваться или уменьшаться.

\*От англ. ovary – *яичник* (в ботанике, *завязь*).

**Овариолы паноистические.** От лат. лат. ovariole – *маленькие яичники* < ovarium – *яичник* и греч. panoistic, где pano – *вверх, наверх, выше*. Наиболее примитивные овариолы (яйцевые трубочки), характерным признаком которых является отсутствие специализированных трофоцитов и сильное развитие (гипертрофия) фолликулярных клеток, что является основой для формирования *вителлярия* и самой овариолы (см. **Вителлярый**). Такие овариолы присутствуют у низших первично бескрылых (*Pterigota*), а также у типичных насекомых – щетинкохвосток (*Thysanuga*).

**Овершут.** От англ. overshoot – *превышать, превосходить* (определённый уровень). Термин, применяемый в электрофизиологии, для обозначения величины потенциала действия на мембране клетки после его реверсии со знака (-) на знак (+). Проще говоря, реверсия потенциала. Для клеток миокарда *овершут* составляет примерно +30 мВ.

**Овобластема.** От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и blastos – *росток*. Оплодотворённое развивающееся яйцо. Синонимы – *ообластема, оосперм, ооспора\**.

\*Ооспорой также называют спору, окружающую зиготу у споровиков.

**Овогамия.** От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Наиболее высокоорганизованный половой процесс, при котором в результате оплодотворения сливаются две различающиеся по размеру, морфологии и подвижности половые клетки (соответственно, *яйцеклетка* и *сперматозоид*, или *антерозоид*). Синоним – *оогамия*.

**Овогенез.** От лат. ovum – *яйцо* и genesis – *развитие*. Процесс развития яйцеклетки\*. Включает две стадии редукционного деления: мейоз I и мейоз II. Развитие яйцеклетки начинается с клеток *оогоний*, локализованных в яичнике, которые после репликации ДНК и роста цитоплазмы превращаются в *первичные ооциты* (см. **Ооциты**). Далее в процессе мейоза I первичный ооцит делится, образуя *вторичный ооцит* и *полярное тельце* (полоцит). В мейозе II вторичный ооцит снова делится на две неравные части – крупную овотиду, превращающуюся в зрелую яйцеклетку (зрелый ооцит), и маленькое полярное (направительное) тельце (см. **Полоциты, Овотида**). В норме полярные тельца обычно разрушаются, хотя в небольшом проценте случаев беременность возникает при оплодотворении самого полярного тельца и заканчивается спонтанным абортom.

Интересно отметить, что при “непорочном зачатии” (партеногенезе) у комодских варанов направительное тельце играют роль сперматозоида (см. **Партеногенез**). Синоним – *оогенез*.

\*У человека яйцеклетки закладываются на 4-ой неделе внутриутробного развития девочек, и полное их созревание наступает обычно только к 18-ти годам.

**Овотека (оотека).** От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и theca – *хранилище, вместитель, кладовая*. 1. Спорангий. 2. Яйцевой кокон.

3. Яйцевая капсула (англ. ovisac), например, капсула с яйцами у некоторых насекомых (у таракана).

**Овотида.** От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и греч. eidos – *сходство, вид*. Крупная клетка, содержащая гаплоидный набор хромосом, возникающая при делении овоцита второго порядка на две неравные клетки – овотиду и полоцит. После отделения второго полоцита овотида вырастает, превращаясь в зрелую яйцеклетку (см. **Полоциты, Яйца (яйцеклетки)**).

**Овоцентр.** От лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и centrum – *центр* < греч. kentron – *острие*. Центросома (клеточный центр) яйцеклетки.

**Овуляция.** От англ. ovulation < лат. ovum (греч. oon) – *яйцо* и -ia – *условия*. Процесс выхода яйцеклетки из зрелого фолликула яичника. Регулируется гонадотропным гормоном гипофиза.

Для многих животных характерна так называемая *индуцированная овуляция*, которая вызывается специальными воздействиями или обстоятельствами. Например, самцы каланов кусают своих самок. Насильственные действия совершают над самками самцы львы. У крольчихи овуляция начинается только после неоднократного очень быстрого спаривания. У голубки овуляция, а затем яйцекладка возможны при созерцании изолированного самца, а экспериментально показано, что даже при зрительном раздражении самки своим собственным отражением в зеркале может происходить овуляция, что говорит о нервно-рефлекторном характере овуляции у голубей. У многих птиц с укорочением светового дня в осенне-зимний период прекращаются овуляция и сперматогенез, а дополнительное освещение активирует половую систему.

**Одмихнионы.** От греч. odme – *запах* и iknion – *след*. Телергоны животных, служащие для нанесения пахучих меток (“следов”), облегчающих ориентировку на местности, а также придающие индивидуальный или “семейный” запах гнезду и различным объектам, расположенным на территории обитания данного вида. Синоним – *следовые вещества*.

**Одонтобласты.** От греч. odontos (лат. dente) – *зуб* и blast – *росток*. Клетки зубного сосочка, откладывающие дентин (зубную ткань) (см. **Дентин**).

**Одонтомер.** От греч. odontos – *зуб* и meros – *часть*. В рамках теории слияния зубных зачатков – структурно-функциональная единица зуба, представляющая собой гомолог простого конического зуба низших представителей животного мира: включает коронку, корень и полость зуба. Таким типичным по структуре, ключевым зубом является клык, поскольку в нём есть признаки как резцов, так и коренных зубов. При слиянии одонтомеров образуются многобугорковые коренные зубы.

**Одонтофор.** От греч. odontos – *зуб* и phoros – *несущий*. Мускулистый язык у брюхоногих и головоногих моллюсков, несущий радулу (см. **Радула**).

**Оидии.** От лат. *oidium* – *яичко*. Овальные тонкостенные клетки (споры), возникающие при фрагментации мицелия (гифов) у грибов. Служат для бесполого размножения (см. **Артроспоры**, **Хламидоспоры**).

**Ойкопласт.** От греч. *oikeō* – *населяю* и *plastos* – *вылепленный*. Большая железистая клетка.

**Ойкумена (эйкумена)\*.** От греч. *oikumenē* < *oikeō* – *населяю* (англ. *oike* – *местообитание*) 1. По представлениям древних греков, совокупная территория земного шара, заселённая людьми (место проживания людей). Однокоренной термин – синойкия – *совместное проживание*. 2. Вселенная.

\*Слово впервые встречается в трудах Гекатея Милетского, который включил в Ойкумену южную часть Европы, Малую Азию, Западную Азию, Индию и Северную Африку.

**Окадаевая кислота (ОА).** Полиэфирное гидрофильное соединение жирной кислоты\*, обладающее физиологической активностью (токсичностью), которое получают из чёрной губки *Haelichondria okadai*, откуда ОА и получила своё название. Образуется морским планктоном (динофлагеллятами) и накапливается в губках, питающихся планктоном. ОА накапливают также двустворчатые моллюски. ОА используется в лабораторной практике с исследовательскими целями для подавления активности серин/треониновых протеинфосфатаз PP2A (ОА связывается с каталитической субъединицей протеинфосфатазы) и PP1. ОА также является сильным опухолевым промотором.

\*Благодаря этим свойствам ОА легко проникает через плазматическую мембрану клеток.

**Окаймлённые везикулы (пузырьки).** Буквально, *обнесённые каймой*. Мембранные пузырьки, участвующие во внутриклеточном везикулярном транспорте и покрытые белками окаймления – *клатрином* (такие везикулы участвуют в эндоцитозе) или “одевающими белками” СОРІ или СОРІІ (везикулы, участвующие в экзоцитозе). При этом СОРІ-окаймлённые везикулы перемещаются от ЭПР к аппарату Гольджи, а СОРІ-везикулы участвуют в ретроградном транспорте белков из аппарата Гольджи к мембранам ЭПР (см. **Клатрин**).

\*СОР – *coated proteins* – “одевающие белки”.

**Окенон.** Арильный\* моноциклический каротиноид, обнаруженный у некоторых пурпурных серобактерий.

\*Арильная группа – общее название одновалентных радикалов углеводов ароматического ряда.

**Окклюдин (окклюдин).** От лат. *occlusus* – *запертый* и греч. *protein* – *белок*. Интегральный белок плазматической мембраны, встроенный в неё рядами глобул, и формирующий *плотные контакты* между клетками. Характерен для железистых и кишечных эпителиев, однослойных эпителиев таких, как мезотелий, эндотелий и эпендима.

**Окклюзия.** От англ. *occlusia* < лат. *occlusus* – *запертый* и *-ia* – *условия*. 1. Плотное смыкание верхних и нижних зубов (плотное смыкание

челюстей, характерное для хищных млекопитающих). 2. Прикус. 3. Закупорка (кровеносного сосуда тромбом или атеросклеротической бляшкой). 4. Закрытие (отверстия, например, зрачка непрозрачной плёнкой).

**“Око репликации”.** Образный термин, использующийся для обозначения реплицирующегося участка ДНК, находящегося внутри протяжённой области нереплицированной молекулы ДНК.

**Окончатые мембраны цитоплазмы.** Тесно расположенные пачки замкнутых плоских мембранных мешочков, пронизанных поровыми комплексами, имеющими такую же структуру, что и ядерные поровые комплексы.

**Окраска по Граму (Gram's stain).** Способ окраски клеточной оболочки бактерий с помощью красителя *кристаллического фиолетового*, предложенный в 1884 г. датским врачом Кристианом Грамом и состоящий из 4-х последовательных этапов. В соответствии с тем, как клеточная стенка взаимодействует с красителем, все бактерии подразделяются на две большие группы: *грамотрицательные* и *грамположительные* (клеточная стенка последних удерживает краситель Грама и окрашивается в голубой цвет, а у *грамотрицательных* бактерий окраска отсутствует (после обработки растворителем) или приобретает красноватый цвет, если добавляют *сафранин*). Разная способность к окрашиванию у бактерий определяется различиями в строении бактериальных стенок. Интересно отметить, что способность бактерий окрашиваться по Граму коррелирует со многими другими их свойствами, в результате чего по-разному окрашивающиеся бактерии составляют отдельные “естественные” группы.

**Оксалаза.** От названия щавелевой кислоты – *оксалат* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, катализирующий окисление щавелевой кислоты кислородом воздуха. Синонимы – *оксалатоксидаза, аэрооксалодегидрогеназа*.

**Оксалаты.** От греч. *oxis* – *кислый* и *hals* – *соль*. Соли щавелевой кислоты, содержащейся в большом количестве, например, в щавеле и звёздоплоднике, сок из которого высоко ценится в Малазии, как хороший утолитель жажды в жару. Щавелевая кислота не безвредна, поскольку связывая  $Ca^{2+}$ , способствует образованию почечных камней (оксалатных конкрементов). Интересно отметить, что щавелевая кислота является тем едким соединением, которое используют некоторые паразитические грибы, например, вызывающий рак коры у американского каштана гриб *Cryphonectria parasitica*\*, или гриб *Sclerotinia sclerotiorum*, паразитирующий на пшенице. К счастью, пшеница содержит ген оксалатоксидазу (*OxO*), расщепляющую щавелевую кислоту (см. **Оксалаза**).

\*Гриб азиатского (японского) происхождения, к настоящему времени практически уничтожил популяцию американского каштана, который доминировал в лиственных лесах на востоке Северной Америки.

**Оксид азота.** Простое химическое соединение, бесцветный газ NO\*, непрерывно образующееся в норме в тканях животных и человека, а также в клетках микроорганизмов. Обладает ключевым регуляторным действием, влияя на многие важнейшие биологические процессы в организме\*\*, и одновременно является агентом с цитотоксическим воздействием (токсичен в свободной форме). В результате многолетних исследований было обнаружено, что оксид азота в определённых комплексах с железом лишён своих токсических свойств, сохраняя при этом регуляторные свойства\*\*\* (см. **NO-синтаза**). Обнаружено, что у коренных жителей Гималаев – шерпов в организме образуется больше NO, и они генетически адаптированы к условиям высокогорья (к гипоксии), потребляя при этом меньше кислорода при больших физических нагрузках.

На нематодах *Caenorhabditis elegans*, не способных к синтезу оксида азота, в кишечнике которых обитали бактерии *Bacillus subtilis*, производящие NO, было показано, что газ, образуемый бактериями, проникает в ткани червя и активирует 65 генов, в число которых входят гены, участвующие в защите червя от стресса, иммунном ответе, а также гены, связанные с продолжительностью жизни. В их числе находятся и гены *daf-16* и *hsf-1*, участвующие в регуляции транскрипции генов, ответственных за стрессоустойчивость и продолжительность жизни. В результате черви, заселённые бактериями, продуцирующими оксид азота, жили на две недели дольше, чем их собратья, в кишечнике которых обитали мутантные штаммы, лишённые этой способности, а это составляет 15% от средней продолжительности жизни червя\*\*\*\*.

\*В бытовой лексике носит название “Веселящий газ”.

\*\*Прежде всего, оксид азота расслабляет кровеносные сосуды и снижает кровяное давление (т. е. является фактором вазодилатации). В клетках сосудистого эндотелия ингибирует экспрессию провоспалительных цитокинов. Кроме того, оксид азота препятствует тромбозу сосудов, подавляя агрегацию тромбоцитов, повышает эластичность эритроцитов, снижая тем самым вероятность гипоксии, и увеличивает выживаемость животных при кровопотерях. Наконец, оксид азота способствует дисперсии (разрушению) бактериальных биоплёнок (см. **Бактериальные биоплёнки**). За открытие физиологических свойств NO, сделанное в 80-е годы XX века, американские фармакологи Р. Фарчготт, Ф. Мьюрэд и Л. Игнарро в 1992 г. получили Нобелевскую премию. Само же это простейшее соединение, обладающее уникальными свойствами, обычно называют “*универсальным регулятором биологических процессов*”.

\*\*\*Сначала эти комплексы были обнаружены в дрожжевых клетках, а затем и в клетках животных. Это открытие принадлежит Анатолию Федоровичу Ванину из Института химической физики им. Н. Н. Семёнова РАН.

\*\*\*\*В совместных российско-американских исследованиях под руководством Евгения Нудлера (Eugeny Nudler) (Cell, 2013).

**Оксиданты.** Вещества, “отбирающие” электроны у других соединений. Считается, что оксиданты активируют гены, продукты которых запускают воспалительный процесс. Особый тип оксидантов – пероксиды липидов, входящих в состав плазматической мембраны клеток эндотелия сосудов, запускающие хронический воспалительный процесс, приводящий к развитию атеросклероза (см. **Пероксисомы**).

В экспериментах на зелёной водоросли *Volvox carteri*, способной размножаться бесполом и половым путём, обнаружено, что высокий уровень оксидантов, вызванный тепловым шоком, активирует гены, запускающие половое размножение и освобождение в среду половых феромонов.

**Окситоцин\***. Полипептид, состоящий из 9-ти аминокислотных остатков (нонапептид), вырабатываемый нейронами гипоталамуса и поступающий по их аксонам в заднюю долю гипофиза (депо окситоцина находится в *нейрогипофизе*). Синтезируется также в миндалине, прилежащем ядре (*nucleus accumbens*) и в субгенуальной области передней поясной извилины. В ЦНС играет роль нейромедиатора (сигнальной молекулы), модулируя выделение *дофамина* (“фактора вознаграждения”), а, циркулируя в крови, – роль гормона с кинетическим действием, который стимулирует выделение молока у кормящих женщин, подготавливает женский организм к родам и вызывает родовые схватки у беременных (сокращение мускулатуры матки). Хорошо известно также, что окситоцин связан с возникновением привязанностей, прежде всего, таких как “мать-ребёнок”. В 2015 г. в экспериментах на мышах была обнаружена новая функция гормона. Оказалось, что благодаря окситоцину самки начинают распознавать писк (плач) детёнышей. Другими словами, окситоцин способствует “превращению девственного мозга в материнский”. Показано, что память о плаче (писке) у мышей хранится в слуховой коре обеих полушарий (правая и левая половины) головного мозга мышей-матерей, обрабатывающей слуховую информацию. И в обеих половинках в нейронах присутствуют рецепторы к окситоцину. Связано это с тем, что рецепторы к окситоцину присутствуют на нейронах слуховой коры головного мозга. Синтетический окситоцин под названием *питоцин* используется для родовспоможения. Показано, что уровень окситоцина поднимается как у мужчин, так и у женщин во время оргазма, поэтому его называют гормоном сексуального удовлетворения и разрядки. Однако у мужчин окситоцин выделяется быстрее и уровень его может быть выше, чем у женщин. Этим определяется несоответствие скорости сексуального возбуждения у мужчин и женщин. Его также называют “гормоном, или молекулой доверия”\*\* и “гормоном материнской любви”\*\*\*. Также показано, что влюбчивые люди имеют более высокий уровень окситоцина в крови. При многих психических и неврологических заболеваниях (шизофрении, депрессии, болезни Альцгеймера, тревожных состояниях) нарушается работа окситоциновой системы, в результате чего возникают аномалии социального взаимодействия. Окситоцин называют также

“молекулой морали”, поскольку он оказывает влияние на желание человека вести себя в соответствии с правилами поведения и морали (см. **Вазопрессин**).

\*Впервые выделен и синтезирован в 1950, 1953 г.г. Винсентом дю Виньо (Vincent du Vigneaud из Корнельского университета, Итака (США), получившим в 1955 г. Нобелевскую премию по химии).

\*\*На поведенческом уровне повышает степень доверия и снижает беспокойство у подавляющего большинства (98 %) людей.

\*\*\*В научно-популярных статьях окситоцин также называют “гормоном объятий” и “молекулой морали”.

**Оксифильность.** От греч. *oxis* – *кислый* и *philia* – *склонность* (*phileo* – *люблю*). Высокая потребность организма в кислороде. Оксифильными являются, например, реофильные рыбы (рыбы, обитающие в водоёмах с быстрым течением воды, насыщенной кислородом).

**Окс-фос.** От англ. *ox-phos* – *окислительное фосфорилирование*. Термин, использующийся в англоязычной литературе. Сравните с термином “редокс потенциал”.

**Октопусы.** От греч. *okto* – *восемь* и *pus* (*podos*) – *нога*. Обыкновенные осьминоги (*Octopus vulgaris*) – высшая форма эволюционного развития головоногих моллюсков. На щупальцах располагаются два ряда присосок. Глубоководные белые осьминоги несут один ряд присосок. При спаривании самки буквально оказываются внутри самца. Образуют до 500 тысяч икринок, которые созревает в течение 6 месяцев. Самки в течение всего срока охраняют икру, прогоняя воду и очищая икру от паразитов.

**Окулировка.** От лат. *oculus* – *глаз*. Способ прививки путём переноса пазушной почки (глазка) с небольшим слоем коры и нижележащей древесины (*окулянта*). Пересаженную часть называют *привоем*.

**Олигоморфоз.** От греч. *oligos* – *малый, незначительный* и *morphosis* – *изменение формы* (где *morphe* – *форма* и *-osis* – *состояние*). Постэмбриогенез, при котором не происходит наращивания сегментов тела, например, брюшных сегментов у первичнобескрылых насекомых (*Apterigota*).

**Олигонуклеотиды.** От греч. *oligos* – *немногий* (мало) и *нуклеотид*. Короткие молекулы ДНК, содержащие в цепочке от нескольких единиц до нескольких десятков нуклеотидов.

**Олигопептиды.** От греч. *olygo* – *мало* (*oligos* – *немногий*) и *peptos* – *переваренный*. Короткие аминокислотные последовательности (от 2 до 10 аминокислотных остатков), соединённых пептидными связями. К олигопептидам относятся такие физиологически активные вещества, как дипептид карнозин, трипептид глутатион, вазопрессин, окситоцин, антибиотик грамицидин S\*.

\*А вот грамицидин А относится к полипептидам.

**Олигоспермия.** От греч. *olygo* – *мало*, *sperma* – *семя* и *-ia* – *условия*. Низкое содержание подвижных сперматозоидов в эякуляте; описывается

как андрогенный синдром. Представляет собой сниженный показатель мужского репродуктивного здоровья. По данным ВОЗ критическая величина числа сперматозоидов в эякуляте – 39 млн. При меньших значениях показателя (тяжёлая олигоспермия) процесс естественного оплодотворения становится практически невозможным, что приводит к мужскому бесплодию\* (см. **Тератозооспермия, Сперматогенез**).

\*В настоящее время в бесплодных браках, а их насчитывается до 15–17 %, мужское бесплодие начинает доминировать над женским бесплодием, т. е. уже несколько больше 50 %.

**Олигофаги.** От греч. *olygo* – *мало* и *phagein* – *пожирать*. Организмы, использующие всего несколько (мало) видов пищи (например, черепахи), или хищники, живущие за счёт нескольких часто близких видов. Так колорадский жук питается картофелем и некоторыми другими видами паслёновых.

**Олигофотическая зона.** От греч. *olygo* – *мало* и *photos* – *свет*. Зона в морской среде, в которой автотрофные растения, не развиваясь, могут некоторое время ещё существовать (простирается в среднем от 50 до 500 м глубины). Исключение составляют глубоководные формы водорослей *кокколитофоринов*, снабжённые красным пигментом, улавливающим синие лучи.

**Олигофрения\***. От греч. *oligo* – *мало, незначительно* и *phrēn* – *ум*. Буквально, *малоумие*. Различные формы врождённого или приобретённого в раннем детстве слабоумия.

\*Термин введён в психиатрию в начале XX века Эмилем Крепелиным.

**Олигохеты.** От греч. *oligos* – *немногий* и *chaeta* – *щетинка*. Малощетинковые кольчатые черви (*аннелиды*) (см. **Полихеты, Эхиуриды**).

**Олигоцитемия.** От греч. *oligo* – *мало, незначительно*, *kytos* – *клетка* и *haima* – *кровь*. Состояние, возникающее, например, при апластической анемии и характеризующееся патологически низким содержанием в крови форменных элементов (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов). Синоним – *гипоцитемия*.

**Ольфакторный (ольфакторный).** От англ. *olfactory* – *обонятельный, относящийся к обонянию* (носовой, ринальный\*). 1. Ольфакторный орган – обонятельный орган, представленный ~800 млн. рецепторов, расположенных в носу. Ранее считалось, что нос и мозг человека способны различать около 10 000 различных запахов. В 2014 г. было установлено, что человеческое обоняние потенциально способно различать более одного триллиона! запахов, обусловленных смесями разных по сложности молекул (например, запах розы составляют 275 компонентов). В экспериментах на добровольцах установлено, что в среднем люди могут определять различия между смесями запахов, содержащими 51 % одинаковых компонентов. Следует подчеркнуть, что мир наполнен пахучими молекулами, присутствующими в различных комбинациях

(см. **Телергоны**, **Феромоны**). 2. Ольфакторные нейроны – нейроны, кодирующие запоминание запахов, или ольфакторные воспоминания.

\*От англ. rhinal – *носовой* (обонятельный).

**Оммати́дий**. От англ. ommateum – *сложный глаз* < греч. omma (ommatos) – *глаз* и eidos – *сходство, вид*. Структурный элемент (фасетка, или отдельный глазок) в составе сложного оптикосуперпозиционного фасеточного глаза насекомых и некоторых других членистоногих. Обладает световой и поляризационной чувствительностью. Каждый оммати́дий является многоклеточным образованием и состоит из роговической (часто двояковыпуклой) линзы, кристаллического конуса\* (светопреломляющая, или диоптрическая часть глазка), глазных пигментных клеток (фоторецепторных, или ретинальных клеток, содержащих родопсин)\*\* и светочувствительных нервных элементов. В состав оммати́дия входят также главные и добавочные клетки светоизолирующего (экранирующего) аппарата, окутывающие снаружи оммати́дий. Например, у стрекоз (отряд *Aeshna*) сложный глаз содержит до 28–30 тысяч оммати́дий (см. **Фасетка**). Синонимы – *оцеллус* (англ. ocellus), *фасетка*.

\*Состоит из 2 корнеагенных (пигментных) и 4 кристаллических клеток.

\*\*Несколько ретинальных клеток образуют в центре оммати́дия цилиндрическую структуру – *ретинулу*, внутри которой формируется *рабдом* (см. **Рабдом**, **Рабдомер**).

**Омматофор**. От англ. ommateum – *сложный глаз* и греч. phore – *переносить*. Глазной стебелёк.

**Оммахромы**. От греч. omma – *глаз* и chroma – *цвет*. Пигменты глаз у насекомых. В их образовании участвует незаменимая аминокислота *триптофан* (см. **Оммати́дий**).

**Омнипотентность**. От лат. omnis – *весь, целый* и potentia – *сила*. Обладание всеми возможными потенциями. Омнипотентна оплодотворённая яйцеклетка (зигота). В результате процесса дробления зиготы и последующих процессов дробления бластомеров, деления зародышевых клеток и, наконец, дифференцировки образуются все клетки тела, которые обычно не теряют свой генетический материал и, соответственно, свои потенции. Синоним – *тотипотентность*.

**Омнипотентный нонсенс-супрессор**. Фактор, способный превращать нонсенс-кодона (стоп-кодона) в значащие, т. е. способствует их прочтению рибосомами как значащих кодонов (см. **Супрессор терминирующего кодона**, **Терминирующие кодона**, **Терминирующие факторы**, **Антитерминирующие мутации**).

**Омфалоцеле**. От греч. omphalos – *пупочный* (лат. umbilical) и kele – *грыжа*. Пуповинно-кишечная грыжа, возникающая как грубый дефект внутриутробного развития плода. Синонимы – *грыжа пуповинная*, *грыжа эмбриональная*, *грыжа амниотическая* (см. **Гастрошизис**).

**Онковирусы.** От греч. *onkos* – *вздутие, опухоль* и *вирусы*. Семейство ретровирусов, несущих в своём геноме мутантные клеточные онкогены (с-onc), захваченные в прошлом вирусами и ставшие вирусными онкогенами (v-onc). Первый онковирус, обладавший способностью к инфекционной индукции опухоли у кур, был обнаружен в 1911 г. американским учёным Пейтоном Раусом (Peyton Rous) у цыплёнка, поражённого саркомой (соединительно-тканной опухолью). В последствии этот вирус получил название *вируса саркомы Рауса* (RSV) (см. **Вирус саркомы Рауса**). В начале 1970-х гг. было показано, что он относится к группе ретровирусов, несущих одноцепочечную молекулу РНК, содержащую онкоген *v-src* (в клетках ген, кодирующий тирозиновую протеинкиназу, локализованную в плазматической мембране). Позднее было обнаружено, что ряд других онкоретровирусов, подобно RSV, также несут в своём геноме онкогены. Так вирус птичьего миелобластоза, вызывающий миелоцитому кур, несёт онкоген *v-myc*, кодирующий транскрипционный фактор (с-Myc – белок раннего пролиферативного ответа). Вирус саркомы крысы Харви содержит онкоген *Ha-ras*, а вирус саркомы (рабдомиосаркомы) крысы Кирстена несёт онкоген *Ki-ras*. Вирус саркомы кошек несёт онкоген *fes*, кодирующий тирозиновую протеинкиназу, локализованную в плазматической мембране (см. **Онкогены, Ретровирусы**)).

**Онкогены.** От греч. *onkos* – *вздутие, опухоль* и *гены*. Гены, ассоциированные с развитием опухолей (*трансформирующие гены*). По происхождению их подразделяют на *вирусные* (v-onc) и *клеточные* (с-onc) онкогены. Вирусные онкогены (более 20) обнаружены в составе трансформирующих онкогенных *ретровирусов* (v-onc+), а также выделены из опухолей многих видов животных и птиц. У вирусных онкогенов отсутствуют интроны. В нормальных клетках содержатся дикие (нормальные) гомологи онкогенов, включённые в механизмы регуляции пролиферации клеток и называемые *протоонкогенами*. Эти протоонкогены представляют собой высококонсервативные клеточные гены, обнаруженные у многих эукариот\* и имеющие в своём большинстве сегментированную экзон-интронную структуру (исключение составляет только онкоген *c-mos* мыши, не содержащий интронов). Протоонкогены исходно были обнаружены по гомологии с вирусными трансформирующими онкогенами. Продукты онкогенов – *онкобелки*, участвующие, главным образом, в процессах внутриклеточной передачи митогенных сигналов (см. **Протоонкогены**). Все онкогены можно подразделить на несколько функциональных классов:

1. Онкогены, кодирующие белки, гомологичные факторам роста (лигандам рецепторов): *hst*, *int-2\*\**, *wnt-1* и *sis* (с-*sis*). Последний кодирует гомолог *субъединицы В* фактора роста из тромбоцитов (PDGF).

2. Онкогены, кодирующие рецепторы факторов роста: *erbB* (кодирует внутренний домен эпидермального фактора роста,

т. е. усечённый рецептор), *ros* (гомолог инсулинового рецептора), *fms*, *neu*, *kit*, *mas*, *trk*, *trkB*.

3. Семейство близких по первичной структуре онкогенов *ras*, кодирующих G-белки (GTP-связывающие белки). Белки Ras (p21<sup>Ras</sup>) локализуются на внутренней стороне клеточной мембраны и активируются, связываясь с GTP. Клеточные онкогены гомологичны онкогенам вирусов рабдомиосаркомы мыши Кирстена (*Ki-ras*) и Харви (*Ha-ras*). Сюда же относятся онкогены *N-ras* из клеток нейробластомы и *EJ-ras* из карциномы мочевого пузыря человека. При мутировании протонкогенов *ras*, кодируемыми ими белки Ras постоянно находятся в состоянии активной конформации, что и приводит к клеточной трансформации.

4. Онкогены, кодирующие протеинкиназы: *raf*, *src*, *abl*, *mos*, *met*, *fps*, *yes* (см. **Протеинкиназы**). Продукт протоонкогена *raf* – белок Raf является серин-треониновой протеинкиназой MAP-киназного каскада (нижерасположенным звеном – *downstream*) вслед за G-белком Ras. При передаче митогенного сигнала от рецептора активированный белок Ras (p21<sup>Ras</sup>-GTP) связывается с белком Raf и тем самым активирует его. Активированный белок Raf фосфорилирует белки MEK (МАРКК или МКК – митогенактивируемые киназы киназ, а те, в свою очередь, активируют MAP-киназы из группы ERKs) (см. **МАР-киназы**). После гидролиза GTP Ras отсоединяется от Raf и эта протеинкиназа инактивируется. Если рецептор фактора роста активен – цикл повторяется. При мутировании Ras приобретает конститутивную активность и постоянно активирует Raf. В свою очередь, при мутировании гена *raf* протеинкиназа Raf также приобретает конститутивную активность и становится независимой от белка Ras. Продукт протоонкогена *src* – тирозиновая протеинкиназа также расположена в плазматической мембране и участвует в передаче митогенного сигнала.

5. Онкогены, кодирующие ДНК-связывающиеся белки хроматина (транскрипционные факторы): *jun*, *fos*, *myc*, *N-myc*, *myb*, *fra-1*, *egr-1*, *rel*.

6. Онкогены, кодирующие ядерные рецепторы липофильных сигнальных веществ (стероидных гормонов, ретиноевой кислоты и тироксина): *erbA*, *NGF-1-B* (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором (PPARs)**).

\*Присутствуют в геномах всех позвоночных животных, а некоторые протоонкогены найдены и в геномах беспозвоночных, например, у дрозофилы (*src* и *alb* гомологи) и у дрожжей (гомологи *ras* и *c-has/bas*). Протоонкогены участвуют в процессах регуляции пролиферации и дифференцировки соматических клеток, а многие экспрессируются и в эмбриональных тканях.

\*\*Клеточные гены, расположенные в местах преимущественной интеграции (“integration”) вируса опухоли молочных желёз мышей (MMTV), откуда они и получили своё обозначение *int-1*, *-2*, *-3*.

**Онкология.** От греч. *onkos* – *вздутие* и *logos* – *учение*. Раздел клинической и экспериментальной медицины, изучающий возникновение, развитие и лечение опухолевых заболеваний\*. Синоним – *канцерология*.

\*В древности опухоли называли “чёртовым или рыбьим мясом”.

**Онкосфера.** От греч. *onkos* – *вздутие, опухоль* и *sphaira* – *шар*. Шестикрючный зародыш у ленточных гельминтов – шаровидная личинка, развивающаяся из сложных яиц, и несущая три пары крючьев на заднем полюсе.

**Онкотический.** От греч. *onkos* – *вздутие, опухоль*. Относящийся к коллоидно-осмотическому, или онкотическому давлению. Осмотическое давление плазмы крови, обусловленное градиентов концентрации белков между плазмой и интерстициальной (межклеточной) жидкостью. Онкотическое давление плазмы крови равно примерно 25 мм рт. ст., а межклеточной жидкости 5 мм рт. ст., следовательно, разница в осмотическом давлении между этими двумя водными пространствами организма составляет 20 мм рт. ст., она и обеспечивает нормальное распределение жидкости\*.

\*При тяжёлом голодании возникает отёк\*\* тканей из-за того, что в крови резко падает содержание белков (прежде всего альбуминов), вследствие чего снижается онкотическое давление крови и вода задерживается в межклеточном пространстве (люди “пухнут” от голода).

\*\*Отёком (*hydrops, oedema*) называют избыточное пропитывание тканей и органов жидкостью, тогда как накопление жидкости в серозных областях тела – водянкой. Больше всего пропитываются отёчной жидкостью части тела, содержащие рыхлую клетчатку (подкожная клетчатка, веки, мошонка, гортань (вспомните, отёк Квинке)) (см. **Анасарка**).

**Онкофаг.** От греч. *onkos* – *вздутие, опухоль* и *phagos* – *пожирать*. Эмоционально яркое образное название перспективного подхода в лечении онкозаболеваний с помощью вакцин, изготавливаемых против раковых клеток.

**Онкофетальные антигены.** От греч. *onkos* – *вздутие, опухоль* и лат. *fetus* – *плод*. Клеточные маркёры, найденные в опухолях и в тканях плода, что указывает на сходство между некоторыми опухолями и эмбриональными клетками. Классический пример – *α-фетопротейн*, который был обнаружен в печени зародышей и у новорождённых мышей, а также в гепатомах у взрослых животных. В то же время в нормальной печени взрослых мышей этот маркёр отсутствует. Показано также, что клетки тератокарциномы и тератомы содержат поверхностные антигены, сходные с антигенами зародышей мышей, находящихся на ранних стадиях развития. Опухоли и ткани зародыша часто обнаруживают сходство и по составу изоферментов. Одним из примеров служит *изофермент Регана* – фетальная форма щелочной фосфатазы, выявляющаяся у пациентов с бронхогенной формой рака лёгкого (см. **Опухолевые маркёры**).

**Онтогенез.** От греч. *ontos* – *бытиё* и *genesis* – *порождение, происхождение (развитие)*. Процесс (ход) индивидуального развития организма (особи) от момента образования зиготы (оплодотворения) до конца жизни. Иначе, индивидуальный жизненный цикл развития. Онтогенез подчиняется определённомu “расписанию”, определённой временно’й программе экспрессии всех генов в тканях и органах организма на протяжении всей его жизни (см. **Филогенез**).

**Онтогенетическое изменение цвета.** Изменение цвета и характера окраски животных по мере роста и развития организма. Отличие окраски молодых особей от окраски взрослых исключает негативные реакции взрослых особей (реакции конкуренции) в отношении молодых и позволяет молодым особям доживать до зрелого (репродуктивного) возраста. Считается, что окраска изменяется в зависимости от места обитания и характера питания в процессе онтогенеза.

**Онтоклин.** От греч. *ontos* – *бытиё* и *klino* – *наклоняю*. Клинальная серия морфологических различий (изменение количественного признака, например, увеличение размеров), проявляющихся в фазах индивидуального развития организма (фазах онтогенеза).

**Онхи.** От греч. *ongkos* – *усики, бородка, зубец*. Мелкие зубчики, расположенные в глубине ротовой полости у нематод подкласса *сецерентов* (отряда *Rhabditida*).

**Онхоцерка.** От греч. *ongkos* – *усики, бородка, зубец, зазубрина* и *kerkos* – *хвост, коса*. Микрофилярии семейства *Onchocercidae* – мелкие тканевые нематоды, паразитирующие в соединительной ткани организмов-хозяев, где индуцируют образование плотных фиброзных узелков (кист), в которых и скапливаются паразиты (см. **Микрофилярии, Онхоцеркоз**).

**Онхоцеркоз.** От греч. *ongkos* – *усики, бородка, зубец* и *kerkos* – *хвост*. Гельминтоз (филяриатоз, филяриоз) копытных животных и человека, вызываемый паразитическими червями микрофиляриями\* *Onchocerca*. Паразиты поселяются в соединительной ткани хозяина и для своего выживания индуцируют образование фиброзных кист. Также для выживания червя крайне важно присутствие в его организме бактерии *Wolbachia* (см. **Вальбахия**). *Onchocerca volvulus*. – возбудитель онхоцеркоза человека. Синонимы – “речная слепота”\*\* и *вольвулёз*.

\*Микрофилярия – зародыш филяриальных нематод семейства *Onchocercidae* (см. **Микрофилярии, Филяриоз, Элефантиаз**).

\*\*Микрофилярии могут поражать роговицу глаза. Заболевание, прежде считавшееся неизлечимым, называется “речная слепота” (в настоящее время лечится с помощью лекарственного соединения *ивермектина*, выделенного из нового вида стрептомицетов, (поражаются только личинки, но не взрослые черви)). За открытие ивермектина, исследование механизма его действия и клиническое применение для лечения филяриозов (в том числе и “слоновой болезни” (элефантиаза), или лимфатического филяриоза) в 2015 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине получили 85-летний американский учёный

ирландского происхождения Уильям Кэмпбелл (William Campbell) и 80-летний японский учёный Сатоши Омуро (Satoshi Omura).

**О• ньонг-ньонг.** Название переводится как “*переломанные кости*”. Вирусная лихорадка, возбудитель которой *Alphavirus* семейства тогавирусов переносится комарами. Лихорадка в виде эпидемий не раз свирепствовала в Восточной Африке (в частности в Уганде). К счастью, заболевание по большей части не убивает заболевших людей, но способно поражать до 98 % населения (см. **Арбовирусы, Тогавирусы**).

**Оогамия.** От греч. ооп – *яйцо*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Синоним – *овогамия* (см. **Овогамия**).

**Оогенез.** От греч. ооп – *яйцо* и genesis – *происхождение*. 1. Процесс гипертрофического роста яйцеклетки, не прерываемого делениями. Синоним – *гипертрофическая дистомия* (см. **Палинтомия**). 2. Синоним процесса *овогенеза*.

**Оогонии.** От греч. ооп – *яйцо* и gonía (gonos) – *рождение*. 1. В эмбриологии животных – первичные половые диплоидные клетки, из которых развиваются женские гаметы (ооциты, или яйцеклетки). У человека к концу третьего года жизни, когда заканчивается фаза размножения оогониев, и до периода полового созревания остаётся свыше 400 тысяч ооцитов, большинство из которых в последующем сливаются (см. **Первичные половые клетки, Ооциты**). 2. В ботанике, у некоторых водорослей и грибов *оогоний* – женский половой орган. У аскомицетов, базидиомицетов, оомицетов и высших растений *оогониями* называются женские гаметангии (см. **Архегонии, Гаметангии**).

**Ооплазматическая сегрегация.** От греч. ооп – *яйцо*, plasma – *нечто сформированное* и лат. segregatio – *отделение*. Активируемое оплодотворением перераспределение в ооплазме (цитоплазме яйцеклетки) регуляторных молекул\* с образованием так называемых *презюмтивных\*\** зон (см. **Гены с материнским эффектом**).

\*В эмбриологии их также называют *локальными детерминантами*.

\*\*От лат. presumptivus – *предполагаемый*.

**Оосома.** От греч. ооп – *яйцо* и soma – *тело*. Особая цитоплазма (иначе, зародышевая плазма). У насекомых различима в не начавшем дробиться яйце (ещё до образования полярных клеток) (см. **Зародышевая плазма, Первичные половые клетки**).

**Ооспора.** От греч. ооп – *яйцо* и spora – *семя*. Спора, развивающаяся из оплодотворённой яйцеклетки, у некоторых водорослей и грибов.

**Оотип.** От греч. ооп – *яйцо* и typos – *отпечаток, форма*. Короткий мешкообразный (расширенный) участок яйцевода у сосальщиков\*, в который открываются протоки желточников и скорлуповых желёз. От оотипа отходит “матка”, которая открывается в половую клоаку. При копуляции в оотипе происходит слияние гамет.

\*У печёночного сосальщика оотип отсутствует.

**Оофорит.** От греч. ооп – *яйцо*, phore – *несущий* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление яичника.

**Ооциста.** От греч. oon – *яйцо* и kystis (лат. cystis) – *пузырь*. Название зиготы, формирующей плотную оболочку, у некоторых простейших. Можно рассматривать как одну из стадий развития споровиков.

**Ооциты.** От греч. oon (лат. ovum, англ. egg) – *яйцо* и kytos – *клетка*. Яйцеклетки\*. Женские половые клетки, находящиеся в процессе созревания. Ооциты образуются из *первичных половых клеток (оогоний)* и по мере своего развития сильно увеличиваются в размерах (фаза роста ооцитов 1-го порядка), а в их цитоплазме откладываются запасы питательных веществ (у некоторых видов очень большие, например, у птиц и пресмыкающихся) (см. **Деления созревания, Овогенез, Оогонии, Первичные половые клетки**). У беспозвоночных эти запасы создаются специальными клетками-кормильцами – *трофоцитами* (см. **Трофоциты**). У млекопитающих в питании ооцита участвуют фолликулярные клетки. Зрелый ооцит млекопитающих после выхода из яичника окружён снаружи защитными клетками “лучистого венца” (*corona radiata*), а внутри от них – желеобразным слоем (*zona pellucida*), который выделяется фолликулярными клетками и содержит первое полярное (направительное) тельце, а также зародышевый пузырёк. Яйца насекомых покрывает жёсткий непроницаемый хорион. У птиц скорлупа и подскорлуповые оболочки яйца синтезируются последовательно секреторными участками яйцевода. Эволюционная специализация яйцеклеток протекала в направлении увеличения всё большего и большего объёма формообразовательных процессов. Яйцеклетку можно сравнить с отдельной особью *прогамного* поколения простейших.

Уже в 3-х месячном возрасте женский плод содержит около 2 млн. первичных ооцитов, однако к периоду полового созревания у женщины остаётся не более 400 тысяч ооцитов. В то же время в течение репродуктивного периода (от менархе (первых месячных) до менопаузы) овуляция у женщины происходит около 400 раз. Яйцеклетку также называют *вторичным ооцитом* (устаревшее название – *ооцида*) (см. **Яйца (яйцеклетки)**).

\*Яйцеклетка впервые была описана голландским анатомом Ренье де Граафом (R. de Graaf, 1641–1673) при исследовании яичников у млекопитающих. Считается также, что яйцеклетку у млекопитающих открыл наш соотечественник К.М. Берг.

**Оператор\*.** От лат. operator – *деятель* < operare – *действовать*. Участок ДНК, способный взаимодействовать со специфическим белком-репрессором (репрессорный участок), регулируя тем самым активность соседнего оперона. Другими словами, сайт в опероне, с которого начинается инициация транскрипции. Перед *оператором* находится *промотор*, с которым связывается РНК-полимераза, а перед промотором – ген-регулятор. С оператором взаимодействуют репрессорные белки, блокирующие движение РНК-полимеразы в направлении структурных генов. Синоним – *ген-оператор*.

\*Первоначальная формулировка была дана французскими учёными Франсуа Жакобом (1920–2013) и Жаком Моно (1910–1976) (Jacob F., Monod J., 1961), которые руководствовались соображениями о том, что оператор контролирует лишь ответ оперона на внешний индуктор. При этом должен существовать особый сайт, названный *промотором*, который контролирует уровень выражения оперона (см. **Промотор**).

**Оперкулум.** От лат. operculum – *покрышка, крышка* (покров). 1. Любая структура, напоминающая покрышку (оболочку). 2. В зоологии – жаберная крышка 3. В анатомии головного мозга – часть лобной, височной и теменной долей, ограничивающих латеральную борозду и покрывающих островок. 4. Слизистая оболочка, покрывающая (частично или полностью) прорезавшийся зуб. 5. Плотная слизь, закрывающая эндоцервикальный канал матки после зачатия (слизистая пробка). 6. В палинологии – оболочка, крышечка, покрышка.

**Оперон.** От лат. operare – *действовать, заниматься, трудиться*. В общем смысле, оперон – генетическая единица транскрипции и регуляции у бактерий, обычно состоящая из нескольких смежных структурных генов, находящихся под контролем оператора и репрессора (гены в опероне сгруппированы в одну транскрипционную единицу, что позволяет координировать их экспрессию). Другими словами, оперон – функциональная генетическая единица, управляющая транскрипцией (синтезом мРНК) и представляющая собой участок ДНК, контролируемый отдельным промотором. Оперон состоит из *гена-оператора* (регуляторного гена), контролирующих элементов (генов-регуляторов, локуса-оператора и локуса-усилителя), узнаваемых продуктами регуляторного гена и двух или более структурных генов с близкими метаболическими функциями, расположенных последовательно в одной бактериальной “хромосоме”. Ген-регулятор может быть расположен в другом месте генома, не граничащем с другими генами оперона. Он кодирует белок-репрессор, который подавляет активность оперона. Концепция оперона была предложена в 1960 г. Франсуа Жакобом с коллегами на основе данных, полученных в экспериментах с умеренным бактериофагом лямбда (фаг  $\lambda$ )\* (см. **Регулон, Модулон, Стимулон**).

\*Согласно концепции оперона Жакоба и Моно, исследовавших генетические механизмы регуляции синтеза протеинов, *оперон* – это группа последовательно расположенных генов, определяющих синтез функционально связанных белков (обычно ферментов), последовательно принимающих участие в синтезе определённого метаболита (см. **Оператор**). За открытие *механизмов генетического контроля синтеза ферментов* Франсуа Жакоб и Жак Моно вместе с Андрэ Львовым (1902–1994) получили в 1965 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

**Оперкулярный.** От лат. operculum – *покрышка, крышка* (покров). В общем смысле, относящийся к покрышке (покрышечный). В анатомии головного мозга – верхний отдел нижней лобной извилины, к которой

также относятся средний (триангулярный\*) отдел и нижний (орбитальный) отдел, прилегающий к глазнице (орбите).

\*От лат. *triangulum* – *треугольник* (триангулярный – треугольный).

**Опин.** От лат. *opinio* – *предположение*. Производное аргинина, синтезирующееся в клетках растений, заражённых корончатыми галлами (см. **Галлы корончатые**).

**Опистонефрос.** От греч. *opisthe* (*opistho*) – *согнутый (задний, тыльный)* и *nephron* – *почка*. 1. Почка у взрослых круглоротых (миксин) с редуцированным передним отделом (протонефросом). Такие почки характерны для большинства *анамний* (см. **Мезонефрос, Голонефрос, Архинефрический проток**). 2. Вторичная почка у рыб и амфибий. Синоним – *задняя почка*.

**Опистосома.** От греч. *opisthe* (*opistho*) – *согнутый (задний, тыльный)* и *soma* – *тело*. Задняя часть тела у членистоногих.

**Опистотонус.** От греч. *opistho* (*opistho*) – *согнутый* и *tonos* (лат. *tonus*) – *напряжение*. Тетанический спазм, при котором прогибаются позвоночник и сгибаются конечности, а тело лежит на спине и опирается на затылок и пятки. При опистотоническом положении у гибнущего животного голова откидывается назад.

**Описторхоз.** От греч. *opistho* – *согнутый* и *orchis* – *яички*. Инвазивное паразитарное заболевание печени (гельминтоз), вызываемое азиатской трематодой *Opisthorchis felinus*\* семейства *Opisthorchiidae* (“кошачьей двуусткой”), а также другими кровяными сосальщиками – описторхидами, паразитирующими в желчных протоках и желчном пузыре у рыб, рыбоядных птиц и млекопитающих (кошки, собаки, свиньи и человека).

\*Стадию созревания яйца проходит в моллюсках рода *Bithynia*, а инцистируется в организме различных рыб (в основном так называемой “сорной рыбы” – плотвы, сороги, ельца, окуня). Поедание термически необработанной или недостаточно долго замороженной рыбы приводит к заражению описторхами.

**Опистосома.** От греч. *opisthe* (*opistho*) – *согнутый (задний, тыльный)* и *soma* – *тело*. Задняя часть тела у членистоногих.

**Опистоцельные позвонки.** От греч. *opistho* – *согнутый* и *koilos* – *полость*. Позвонки осевого скелета, передняя поверхность тела которых выгнута, а задняя, напротив, вогнута. Такой тип позвонков появляется у высших хвостатых амфибий (см. **Амфицельные позвонки, Прощельные позвонки**).

**Опиум (опий).** От греч. (лат.) *opion* – *маковый сок (poppy-juice)*. 1. Высохший млечный сок незрелых плодов снотворного мака *Papaver somniferum* или *P. album*. Содержит больше двадцати алкалоидов, включая *кодеин, морфин, носкапин\**, *папаверин, тебаин* и др. Синоним – *мекониум*. 2. Сообщество паразитических растений.

\*Действует на гладкую мускулатуру подобно *папаверину*.

**Оплодотворение.** Сложная последовательность взаимодействий родительских организмов, обеспечивающих встречу сперматозоида и яйцеклетки, сохранение между ними контакта и проникновение сперматозоида в яйцо. У млекопитающих при оплодотворении сперматозоид должен проникнуть через несколько рядов клеток зернистого слоя, образующих так называемый *яйценосный бугорок*, а также через *zona pellucida* и желточную оболочку, что обеспечивается активностью его акросомы (см. **Акросома**). После проникновения сперматозоида в яйцеклетку процесс слияния гамет (слияние гаплоидных гамет с образованием диплоидной зиготы\*) включает слияние цитоплазмы – *плазмогамия* и слияние ядер – *кариогамия*, или *амфимиксис*. Условно процесс оплодотворения подразделяют на три этапа: проникновение сперматозоида в яйцо, активацию яйца и слияние пронуклеусов (ядер) яйца и сперматозоида. Перед слиянием мужское ядро увеличивается в объёме, а мужская центриоль, содержащаяся в шейке сперматозоида, делится на две дочерние, которые и участвуют в организации митотического веретена при дроблении яйца. Центросома яйцеклетки обычно остаётся неактивной или дегенерирует. Немаловажен также механизм защиты яйца от проникновения дополнительных сперматозоидов (подавление *полиспермии*), поскольку почти у всех видов животных проникновение первого спермия тут же делает яйцо непроницаемым для других спермиев (см. **Оболочка оплодотворения, Полиспермия**). Различают наружное и внутреннее оплодотворение. Синонимы – *фекундация*, англ. *fecundity* – *плодовитость* (фертильность), *способность к повторному оплодотворению, фертилизация*.

Интересно отметить, что самцы богомола не могут отделять сперму, пока у них есть голова. В процессе копуляции самка откусывает голову у самца. Такая же картина наблюдается и у некоторых видов пауков (самцы раздражают самок, запуская процесс полового каннибализма).

\*Ещё в 1875 г. немецкий эмбриолог Оскар Гертвиг (Hertwig, 1849–1922), изучая процесс оплодотворения у морского ежа, показал, что в результате слияния ядер сперматозоида и яйцеклетки происходит удвоению числа хромосом в ядре зиготы. Швейцарский зоолог и эмбриолог Герман Фоль (Herman Fol, 1845–1890) также описал слияние ядер двух гамет в процессе оплодотворения.

**Оплодотворение искусственное.** Различают: 1. Оплодотворение *in vivo*, при котором сперму вводят в полость матки (широко распространённая методика, прежде всего, в животноводстве). 2. Оплодотворение *in vitro* (буквально, в пробирке, или чашке Петри). Первый успешный эксперимент по оплодотворению яйцеклеток человека в чашке Петри провёл в 1970 г. английский физиолог из Кембриджского университета Роберт Эдвардс (Robert Edwards, Нобелевская премия 2010 г.), продемонстрировавший жизнеспособность полученных эмбрионов в течение двух суток (были получены 16-клеточные зародыши). Позднее развитие этих работ привело к возникновению широко

распространённой клинической практики, получившей название “экстракорпоральное оплодотворение” или ЭКО (см. **Экстракорпоральное оплодотворение (ЭКО)**).

**Оппортунистические заболевания (инфекции).** От лат. *opportunus* – *легко подвергающийся чему-либо*, *opportunitas* – *выгодность, удобство* (*opportunity* – *возможность*). Инфекционные заболевания, вызываемые *оппортунистическими микроорганизмами* (патогенами), способными поражать только индивидуумов с ослабленной иммунной системой (иммунокомпрометированных), например, с приобретённым иммунодефицитом\* или длительное время пребывавших в относительно стерильных условиях (индивидуумов с ослабленной резистентностью, например, полярников), но не опасными для здоровых людей (см. **Оппортунистические патогены**).

\*Оппортунистические инфекции в первую очередь поражают больных СПИДом. В качестве примера оппортунистического инфекционного агента можно привести дрожжеподобный грибок *Pneumocystis jirovecii*, вызывающий *пневмоцистную пневмонию*, смертельно опасную для пациентов с иммунодефицитом.

**Оппортунистические патогены.** От греч. *pathos* – *болезнь, страдание*, *genan* – *порождать* и лат. *opportunus* – *легко подвергающийся чему-либо*. Микроорганизмы, которые редко вызывают заболевания или не вызывают их вообще у людей с нормально функционирующей иммунной системой, но использующие возможность при ослаблении защитных сил организма. Другими словами, микроорганизмы, обычно не являющиеся патогенными, но при ослаблении защитных сил организма, проявляющие патогенность. Такие патогены обычно представляют собой компоненты нормальной микрофлоры (микробиоты) человека. Они могут также вызывать заболевания при попадании в нехарактерные для них анатомические области организма. Например, дрожжеподобный грибок *Candida albicans*, обитающий на коже, при попадании в кровоток, может вызвать эндокардит, а зеленыящие стрептококки (*S. sanguis* и *S. mutans*), обычные обитатели полости рта – частая причина подострого эндокардита. В эту же группу можно отнести бактерии родов *Abiotrophia*, *Acinetobacter*, *Alcaligenes*, *Bifidobacterium*, *Cardobacterium*, *Citrobacter*, и ряд др. Оппортунистические инфекции становятся серьёзной проблемой при приобретённом иммунодефиците (СПИДе).

**Опорная STS-карта генома человека (STS-картирование).** Реперная физическая карта генома человека была опубликована в 1995 г. и содержала 15000 STS\* маркёров, расстояние между которым в среднем составляло 200 тыс. пар нуклеотидов (200 кб) с указанием их точной хромосомной локализации. Карту использовали как основу для составления *контигов* фрагментов из ВАС и РАС-клонов (см. **Контиги, Векторы ВАС и РАС**). При наличии у двух клонов одного и того же STS-маркёра их объединяют в один контиг.

**\*STS.** От англ. “sequence tagget site” – *маркёрная последовательность* (“сиквенсный ярлык”). Уникальные последовательности генома человека, длиной 100-200 пар нуклеотидов, легко определяемые с помощью метода полимеразной цепной реакции (ПЦР). Как STS-маркёры могут использоваться микросателлитные маркёры (см. **Микросателлиты**), а также маркёры экспрессируемых последовательностей (ESTs), если они соответствуют уникальным генам.

**Опсин.** От греч. *opsis* – *зрение* и *protein* – *белок*. Зрительный белок сетчатой оболочки глаза. Опсин – белковая часть зрительного пигмента *родопсина* (где лат. *rhodon* – *роза*) (см. **Родопсин**). Интегральный “зигзагообразный” (“серпантинный”) белок, образующий протонный мембранный канал. На основе опсина специалистами по нейробиологии конструируются “нейронные выключатели”, встраиваемые в определённые нейроны, и которыми можно управлять через вживлённые в головной мозг животных оптоволоконка, по которым передаются в мозг световые сигналы. Этот раздел нейробиологии называется *оптогенетикой*.

**Опсонизация.** От греч. *opson* – *пища* (англ. *dainty food* – *вкусная пища, деликатес*) и *-ia* – *условия*. Устаревший термин, отражающий события, связанные с реакциями антиген–антитело, если носителем антигена является чужеродная клетка (например, бактерия). Опсонизация протекает при участии факторов системы комплемента и антител (IgG) (см. **Опсонины**). В результате опсонизации возрастает проницаемость мембраны бактерии и теряется подвижность, что облегчает поглощение и переваривание её фагоцитами. Другими словами, хороший фагоцитоз бактерии обеспечивается присутствием на её поверхности IgG или (и) компонентов системы комплемента, что и называется опсонизацией. С молекулярной точки зрения *опсонизация* – это процесс взаимодействия (сорбции) опсонинов с антигенами, приводящий к изменению свойств поверхности чужеродных клеток (или инородных частиц) и облегчающий фагоцитоз. При этом в ходе фагоцитоза микроорганизмов, подвергшихся до этого воздействию антител, происходит контактирование поверхностных Fc-рецепторов фагоцитирующих клеток (макрофагов) с Fc-фрагментами молекул IgG на поверхности чужеродных клеток.

**Опсонины.** От греч. *opsonion* – *снабжение пищей* < *opson* – *пища*. Факторы, возникающие в иммунизированном организме и представляющие собой сывороточные антитела (защитные противотела), усиливающие процесс фагоцитоза комплексов антиген/антитело. Различают: 1. Нормальные\* опсонины; присутствуют в крови без иммунизации организма специфическим антигеном и неспецифически реагируют с микроорганизмами. К ним относятся компоненты комплемента C3b, C5a и фибронектин. Показано, что в отсутствие антител опсонизация может происходить при участии компонента комплемента C5a. 2. Специфические опсонины; образуются в ответ на стимуляцию организма каким-либо антигеном при заболевании или иммунизации\*\*

(см. также **Лимфокины**). Синоним – *бактериотропины* (англ. *bacteriotropins*).

\*Называют также *общими* или *термолабильными опсонинами*.

\*\*Иммунные или *термостабильные* опсонины (иначе, иммуноглобулины).

**Оптогенетика.** От греч. *optike* – *световой, зрительный* и *генетика*. Новая область исследований, разрабатывающая способы управления клетками или их органеллами светом определённой волны, доставляемым в нужное место с помощью тонковолоконной оптики. Широко используется в нейробиологии, где с помощью специальных генов, кодирующих фоточувствительные белки, трансдуцированных в нейроны мозга лабораторных животных, при подаче световых импульсов “включают” или “выключают” клетки-мишени. Методика позволяет наблюдать за активностью мозга, проследить работу отдельных нейронов и нейронных сетей, а также управлять ими.

**Опухолевая трансформация.** От лат. *transformatio* – *преобразование, превращение*. Многостадийный процесс превращения нормальной клетки в опухолевую клетку, способную в результате неконтролируемой организмом пролиферации давать макроскопические новообразования (опухоли). До недавнего времени считали, что трансформация связана только с приобретением клеткой череды поломок в генах (мутаций). Однако в течение последних десяти лет накопились данные, показывающие, что в трансформации могут принимать участие и другие события, не затрагивающие первичную структуру ДНК, а связанные с эпигенетическими изменениями, отвечающими за процессы включения или выключения генов в определённых генных локусах, связанных с пролиферацией (протоонкогенов и антионкогенов, или генов онкосупрессоров). Следует также подчеркнуть, что последней стадией перерождения опухолевой клетки в злокачественную клетку является процесс “включения” генов теломеразы, после чего опухолевая клетка приобретает “бессмертие”, убивая организм хозяина.

Дуглас Ханахан (Douglas Hanahan) и Роберт Вайнберг (Robert Weinberg) в работе “Признаки рака” (“The Hallmarks of Cancer”, Cell, 2000 г.) выделили шесть основных свойств трансформированной клетки, способной образовывать раковую опухоль: 1. Клетка должна научиться стимулировать свою пролиферацию (без экзогенных факторов роста) и стать нечувствительной к сигналам, подавляющим её. 2. Она должна выключить защитные механизмы апоптоза. 3. Должна научиться обходить ограничения, налагаемые укорочением теломер. 4. Должна научиться стимулировать ангиогенез. 5. Должна приобрести способность к инвазивному росту (прорастанию) в окружающие ткани. 6. Должна научиться образовывать эктопические очаги роста (процесс метастазирования). Процесс образования опухоли включает несколько этапов: 1. *Инициация* опухоли. 2. *Промоция* опухоли (преимущественное

размножение повреждённых клеток). 3. *Прогрессия* опухоли – процессы, ведущие к появлению злокачественности – инвазивности (малигнизации) и образованию вторичных, или эктопических очагов роста опухоли (метастазов). Изначально любая опухолевая клетка находится в окружении других нормальных клеток. В результате она утрачивает с ними коммуникативную связь, либо эта связь становится другой (односторонней). В то же время любая опухоль обычно очень неоднородна и представляет собой гетерогенную по клеточному составу структуру. По мере роста и развития опухоли она, как бы, совершенствуется в своём эгоизме, что, в конце концов, приводит её к гибели через гибель организма носителя опухоли, за счёт которого она и существует (см. **Канцерогенез, Клональная экспансия**).

Синонимы – *раковая трансформация, канцерогенез*.

**Опухолевые антигены.** Новые антигены, появляющиеся в процессе опухолевой трансформации клеток и распознаваемые организмом-хозяином как чужеродные (см. **Опухолевые маркёры (ОМ)**). Синоним – *антигены, ассоциированные с опухолями*.

**Опухолевые иммуносупрессанты.** Разнообразные компоненты системы защиты опухолевых клеток, подавляющие реакции иммунной системы организма. Эффективность их возрастает по мере увеличения размеров опухолей. В настоящее время разрабатываются различные способы мобилизации иммунной системы на борьбу с раком, например, такие как терапевтические вакцины на основе *целых раковых клеток, пептидные* вакцины (получены на основе синтезированных *in vitro* фрагментов антигенов (пептидов) раковых клеток) и вакцины, приготовленные на основе незрелых дендритных клеток, активированных *in vitro* антигенами раковых клеток.

**Опухолевые клетки.** Клетки, по разным причинам получающие преимущество по сравнению с нормальными клетками в создании своей популяции, и не подчиняющиеся регуляторным сигналам со стороны организма. Отличаются и характеризуются так называемой “*cobblestone-like proliferation*”\*, т. е. *неконтролируемой пролиферацией*. Для них характерно отклонение от нормы в содержании определённых белков. Причиной этих отклонений может быть анеуплоидия, связанная с утратой целой хромосомы или приобретением лишней, или частей хромосом, несущих резидентные гены, а также транслокации участков хромосом. Немаловажную роль играет и изменение концентрации белков – регуляторов транскрипции и трансляции определённого гена. И, наконец, причиной может быть *эпигенетический феномен* (см. **Эпигенетический феномен**). Типичные раковые клетки характеризуются выраженной генетической нестабильностью, в результате которой генетический материал дочерних клеток отличается от материнской клетки чуть ли не в каждом новом поколении (так называемый “хромосомный и генетический хаос”). К сожалению, геномную нестабильность долгое время считали следствием, а не причиной злокачественного перерождения

клеток. Если присоединить сюда уже установленные мутации в доброй сотне обнаруженных онкогенов и минимум 15 антионкогенов, в которых установленное число молекулярных маркёров, ассоциированных с раком, продолжает неуклонно увеличиваться, то можно заключить, что каждый вид онкологического заболевания по своему генетическому портрету воистину уникален\*\*.

\*Где *cobblestone*, образно – *плохо сделанная работа* (дословно, *булыжник*).

\*\*Как сказал Л. Н. Толстой в романе “Анна Каренина”, уловив главную отличительную особенность несчастий: “*Все счастливые семьи похожи друг на друга, каждая несчастливая семья несчастлива по-своему*”. К сожалению, так и не получил ещё ответа главный вопрос, с чего всё начинается, с мутаций, хромосомных перестроек, анеуплоидии или эпигенетических изменений? Ясно только одно, что гены, ассоциированные с опухолевой трансформацией клеток абсолютно необходимы в эмбриональный период развития организма (см. **Плацента**). И, кроме того, они необходимы для формирования и функционирования тканей, участвующих в репродуктивном процессе. В частности, они необходимы для постоянной и быстрой пролиферации клеток, предшественниц сперматозоидов (для осуществления процесса *сперматогенеза*). В норме эти гены подавлены в неполовых клетках, но накапливающиеся со временем мутации их активируют. И, наконец, последнее замечание. Поскольку для перерождения клеток требуется целая серия последовательно происходящих мутаций, для их накопления необходимо определённое время. Именно поэтому возникновение значительного числа опухолей как бы откладывается на поздние периоды жизни человека, когда начинают “ломаться” механизмы, сдерживающие пролиферацию клеток. Например, хорошо известно, что большинство случаев диагностики колоректального рака приходится на возраст около 70 лет.

**Опухолевые маркёры (ОМ).** Существуют два подхода в толковании этого понятия. 1. Вещества, выделяемые опухолевыми клетками, по которым судят о наличии определённого типа опухоли. Обычно к ним относят белки, продуцируемые опухолевыми клетками или синтезирующиеся другими клетками, взаимодействующими с опухолевыми клетками. Обнаружение ОМ имеет важное практическое значение для клинической медицины. К первой группе маркёров относят опухоль-ассоциированные антигены, такие как: *α-фетопроtein* (АФП, АФР)\*, *карциноэмбриональный антиген* (СЕА)\*\*, простатоспецифический антиген (ПСА)\*\*\*, трофобластический β1-гликопротеин, а также некоторые секретируемые опухолевыми клетками гормоны (кальцитонин, АКТГ, хорионический гонадотропин (ХГ)) и ферменты (например, кислая фосфатаза).

2. Аномальные молекулы раковых клеток (а также их фрагменты, представляемые дендритными клетками), которые способна распознавать

иммунная система. Однако, в большинстве клинических случаев раковые клетки обладают способностью “выключать” иммунокомпетентные (активированные) Т-лимфоциты, активируя специальные “молекулы-выключатели” (“молекулярные барьеры” системы противовесов) иммунного ответа, сдерживающие в норме природную агрессивность иммунной системы, чтобы она не выходила за определённые границы активности. В противном случае развиваются аутоиммунные реакции, разрушающие нормальные клетки и ткани. Хорошо известны два белка этой системы *CTLA-4* и *PD-1*\*\*\*\*, локализованные на поверхности многих типов Т-лимфоцитов (см. также **Модуляция**). Синоним – *онкомаркёры*.

\*Синонимы – *фетоглобулин, раково-эмбриональный белок*. Плодный белок, содержание которого повышается в крови женщины при беременности (синтезируется печенью плода). Во взрослом состоянии экспрессируется у индивидуумов с некоторыми формами злокачественных опухолей печени, а также при ряде других опухолевых заболеваний.

\*\*Синонимы – *раковый эмбриональный антиген (РЭА), эмбриональный антиген, онкофетальный антиген*. Представляет собой гликопротеин гликокаликса, в норме присутствующий только в энтодермальном эпителии развивающегося эмбриона человека. У взрослых обнаруживается в сыворотке крови при некоторых опухолях.

\*\*\*Маркёр опухолей предстательной железы. Российскими исследователями получены моноклональные антитела специфичные к простатоспецифическому антигену, под названием “афала”, применяющиеся в клинической практике для лечения аденомы простаты.

\*\*\*\*Через белок-рецептор *PD-1* Т-клетка получает сигнал к самоликвидации (опосредованному суициду).

**Опухолевые промоторы (ОП).** От англ. *promotor* – *тот, кто способствует* < лат. *promoveo* (*promotum*) – *двигать вперёд, продвигать, расширять*. Различные химические соединения (агенты), в том числе природные, сами не проявляющие канцерогенных свойств, но усиливающие действие канцерогенов. Другими словами, вещества, усиливающие развитие опухолевого процесса. К ним, например, относятся сахарин и фенобарбитал. Хорошо известным ОП является *кротоновое масло*, которое получают из клещевины – растения семейства молочайных. Кротоновое масло содержит смесь форболовых эфиров\*, по-видимому, имитирующих действие вторичного мессенджера *диацилглицерина (DAG)*, активирующего совместно с ионами  $Ca^{2+}$  протеинкиназу С (РКС).. Из форболовых эфиров самый активный *12-О-тетрадеканойлфорбол-13-ацетат (ТФА, ТРА)\*\**. В отличие от DAG форболовые эфиры более устойчивы, поэтому постоянная стимуляция РКС повышает её активность, что приводит к фосфорилированию ряда внутриклеточных белков, ассоциированных с опухолевым ростом (см. **Промоция (промотирование), Кротон**). Синоним – *коканцерогены*.

\*Например, *миристоилфорболацетат*.

\*\*ТРА известен также как препарат твин-80.

**Оотип.** От греч. oon – *яйцо* и typos – *отпечаток, форма*. Короткий мешкообразный (расширенный) участок яйцевода у сосальщиков\*, в который открываются протоки желточников и скорлуповых желёз. От оотипа отходит “матка”, которая открывается в половую клоаку. При копуляции в оотипе происходит слияние гамет.

\*У печёночного сосальщика оотип отсутствует.

**Опин.** Регулятор роста – производное аминокислоты аргинина. Синтезируется в клетках растений, заражённых корончатыми галлами, и возбуждает рост опухолей у заражённых растений (см. **Нопалин, Галлы корончатые**).

**Оральный.** От фр. (англ.) oral < лат. os (oris) – *рот*. Ротовой. Лежащий в полости рта, или расположенный на ротовой стороне, направленный в сторону ротового отверстия.

**Орган.** От греч. organon – *орудие*. Часть тела, выполняющая определённую жизненную функцию. Органы, как правило, состоят из разных тканей. У высших организмов отдельные функции обеспечиваются системами органов (дыхания, кровообращения, выделения, пищеварения и т.д.).

**Орган-мишень (англ. target organ).** Орган, на который действует данный гормон. Синоним – *эффекторный орган*.

**Органеллы.** От греч. organon – *орудие*. Компоненты (структуры) клетки, выполняющие специфические функции. Структуры животных клеток, видимые в световой микроскоп: ядро, митохондрии, лизосомы и микросомы. Ультраструктуры: плазмалемма, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, микротрубочки. Синоним – *органойды*.

*Сколько бы мы не углублялись в изучение молекул,  
жизнь присуща только целому организму. Недаром на  
Руси появилось слово “целовать”, т. е. желать  
целостности, или другим словом, – живота (жизни).*

**Организм.** От греч. organon – *орудие*. Самостоятельно существующая единица органического мира, представляющая собой саморегулирующуюся, самовоспроизводящуюся, высокоупорядоченную систему клеток, тканей и органов, реагирующую как единое целое на изменения внешней среды\*.

Формирование многоклеточного организма в процессе эмбриогенеза и онтогенеза обеспечивается механизмами *эмбриональной индукции* и *эмбриогенетических движений*, в результате действия которых клетки различных типов, образующиеся в определённом месте и в определённое время, распределяются таким образом, что возникают ткани и органы, имеющие определённые размеры и форму. Целостность любого многоклеточного организма обеспечивается непрерывной координацией функций во всех составляющих его клетках. Организм – это тысячи непрерывно меняющихся, скользящих переменных, это сложные

взаимозависимости, “взаимовыручаемости” и “взаимоодолжения”. Причём все эти взаимодействия направлены на поддержание и повышение устойчивости организма к неблагоприятным условиям среды. Поэтому, организм – это сообщество клеток, формирующих единую стратегию выживания. Организм постоянно стремится компенсировать или восстановить повреждения (читай, потерю клеток), происходящие в процессе жизнедеятельности, и эта способность на протяжении онтогенеза постепенно угасает, что, в конце концов, приводит к необратимым изменениям и смерти. В организме всё действует согласно афоризму: “*Если я не за себя, то кто же за меня, но если я только за себя, то зачем я?*”. Наконец, следует помнить, что у каждого живого организма существует множество специфических функций и множество связей с другими организмами и внешней средой, обеспечивающих биологическое равновесие, да и существование самой биосферы в целом.

*Несмотря на существование великой общности всего живого, выраженной в структуре и функциях ДНК, каждый отдельный организм, хотя бы частично, уникален. Его появление на Земле носит случайный характер, зависящий от особенностей течения всей эволюционной истории, а также истории индивидуального развития организма, наполненной такими невероятными и неожиданными выкрутасами, что и беспристрастный научный взгляд охватывает благоговейная оторопь изумления.*

\*Имеют место быть и другие определения, например, современный английский биолог (этолог) и оригинальный мыслитель, автор *теории мемов*, Ричард Докинз (Richard Dawkins) определил организм как “транспортное средство” для репликатора.

**Органогенез.** От биол. понятия *орган* и греч. *genesis* – *происхождение, начало*. Стадия закладки и формирования в эмбриогенезе эмбриональных органов. В процессе органогенеза каждый зачаток становится полуавтономной системой, в которой клетки делятся и дифференцируются, образуя ткани и, в конце концов, целостный орган (сердце, почки, селезёнку и т. д.) (см. **Гастрюляция**).

**Органография.** От греч. *organon* – *орудие* и *grapho* – *пишу*. Подробное описание компонентов, органов (орудий), с помощью которых организм (или отдельная клетка) осуществляет свои функции.

**Органоиды.** От греч. *organon* – *орудие* и *eidos* – *сходство, вид* (внешний). 1. Морфофункциональные специализированные внутриклеточные структуры, например, митохондрии или лизосомы. Синоним – *органеллы*. 2. Термин, использующийся в биоинженерии. Искусственно выращиваемые из стволовых клеток с помощью технологии 3D-биопринтинга или другим способом объёмные миниатюрные органы, подобные по своим свойствам естественным органам, или искусственные внутренние органы, отличающиеся от естественных органов по своей форме. Они могут отличаться и своим количеством. Предполагается, что такие органоиды легче будет заменять по одному в случае

клинической необходимости. Такие органы называют также “клеточными конструкторами”. Так в 2016 г. японскими учёными с помощью технологии микрофабрикации сделана успешная попытка вырастить из стволовых клеток человека, включая iPSCs, миниатюрный кишечник\*, способный переваривать и поглощать белки, а также обладающий способностью к перистальтике, активирующейся под воздействием слабительных средств и останавливающейся под воздействием антидиарейных препаратов (см. также **Плюрипотентные клетки, Плюрипотенция**).

\*Получены образцы длиной от 1 до 2 см, функционирующие как настоящий тонкий кишечник, только вывернутый наизнанку.

**Органоптоз.** От греч. organon – *орудие* и ptosis – *опадание*. Исчезновение эмбриональных или личиночных органов в процессе индивидуального развития организма (онтогенеза). Термин предложен по аналогии с *апоптозом* (см. **Апоптоз**). Примером органоптоза может служить резорбция хвоста у головастиков бесхвостых амфибий.

**Орексин.** От греч. orexis – *желание, аппетит*. Нейрогормон (пептид головного мозга), выделяющийся в мозгу во время голодания. Считается, что *орексин*, воздействуя на так называемые “гедонические точки” мозга, усиливает аппетит, а также чувство удовольствия от поедания пищи\*. Дефицит орексина связан с приступами *нарколепсии*. Препараты, блокирующие рецепторы орексина, – лучшие снотворные.

\*Пища – основной ресурс, обеспечивающий выживание особи, или индивида.

**Ориджин.** Калька от англ. origin – *начало, источник*. Исходная точка начала репликации (зона\* старта) кольцевых хромосом бактерий, связанная с клеточной мембраной специальными белками. Представляет собой высококонсервативный участок родительской молекулы ДНК, на который садятся белки инициации репликации, формирующие комплекс, состоящий минимум из 6 белков: DnaA, DnaB, DnaC, HU, SSB и гиразы (топоизомеразы)\*\*. Ориджин включает в себя небольшие участки, содержащие так называемые ДНК-боксы\*\*\*, имеющие специфические мотивы последовательностей и состоящие преимущественно из 9 пар нуклеотидов (например, TTATCCACA), которые перемежаются фрагментами из 12–13 пар нуклеотидов. Эти мотивы характеризуются высоким содержанием АТ пар и могут быть расположены как в прямом, так и в инвертированном порядке. Так у *Bacillus subtilis* на ориджине располагаются 15 ДНК-боксов. Между ДНК-боксами могут располагаться отдельные гены, продукты которых в основном вовлечены в процессы репликации ДНК. У эукариот гомологами ориджинов репликации служат последовательности, получившие название автономно реплицирующиеся последовательности (ARS – *autonomously replicating sequences*)\*\*\*\*. Синоним – часто встречающееся обозначение *OriC*.

\*Греческое слово zona – *пояс*.

\*\*При инициации репликации сначала с 9-членной последовательностью связывается мономер DnaA, а затем ещё 20-40 мономеров образуют структуру, которую опоясывает ДНК ориджина, и цепи ДНК расходятся в области трёх 13-членных последовательностей. Затем к этому комплексу присоединяются DnaB (геликаза) и DnaC и образуется агрегат диаметром 12 нм, формирующий репликативную вилку.

\*\*ДНК-боксы не найдены у микоплазм (например, у *Mycoplasma genitalium*).

\*\*\*Открыты в 1980 г. Р. Дейвисом и Дж. Карбоном.

**Орнитерий.** От греч. ornīs (ornitos) – *птица* и terra – *земля*. Птичник (место содержания и изучения птиц, например, ловчих соколов\*).

\*Называют также “летающими волками”, поскольку птицы обычно не привязываются к хозяевам, и при случае могут их покинуть.

**Орнитин.** От греч. ornīs (ornitos) – *птица*\*. Соединение, участвующее в биосинтезе мочевины в печени у позвоночных животных (орнитиновый цикл).

\*Свое название *орнитин* получил из-за того, что впервые был обнаружен в помёте птиц.

**Орнитозы.** От греч. ornitos < ornīs – *птица* и -osis – *состояние*. Общее название инфекционных вирусных заболеваний, источником которых служат птицы. Например, к орнитозам относится *пситтакоз* (см. **Пситтакоз**).

**Орнитология.** От греч. ornīs (ornitos) – *птица* и logos – *слово* (наука). Раздел зоологии, посвящённый изучению птиц.

**Орнитофилия.** От греч. ornīs – *птица* и philia – *склонность*. Перекрёстное опыление при участии птиц (например, колибри).

**Орнитохория.** От греч. ornīs – *птица*, choreo – *продвигаюсь* и -ia – *условия*. Перенос семян и плодов птицами (см. **Зоохория**).

**Орофациодигитальный синдром.** От лат. os (oris) – *рот*, facies – *наружность, форма* и digitus – *палец*. Доминантное, сцепленное с X-хромосомой заболевание, для которого характерен ряд внешних физических уродств – расщепление челюсти и языка, а также синдактилия. Иногда заболевание проявляется и явной умственной отсталостью. В гемизиготном состоянии ген орофациодигитального синдрома летален, поэтому мальчики, носители гена, не выживают.

**Ортет.** От англ. ortet < лат. ortus (orior) – *возникновение, начало, зарождение*. Организм, давший начало клону. Синоним – *ортетный организм*.

**Ортобиоз.** От греч. orthos – *прямой* и bios – *жизнь*. Буквально, *правильная жизнь*. Термин используется в геронтологии, и по Мечникову (1845–1916)\* означает определённый жизненный уклад и условия внешней среды, способствующие достижению индивидуумом внутривидового долголетия. Теория ортобиоза проповедует ценность нормальной, умеренной жизни (без излишеств и отклонений) и рекомендует делать то,

что может вести к ней... В связи с этим следует вспомнить известный афоризм: “Умение продлевать жизнь – это умение её не укорачивать”.

\*Мечников Илья Ильич “Этюды оптимизма”. СПб., 1907, стр. 84. (В 1908 г. получил Нобелевскую премию совместно с немецким учёным Паулем Эрлихом.)

**Ортодентиновые зубы.** От греч. *orthos* – *прямой* и лат. *dentis* – *зуб*. Зубы, имеющие полости и лакуны. Обнаружены у акул (см. **Остеодентиновые зубы**).

**Ортогнатия.** От греч. *orthos* – *прямой* и *gnathos* – *челюсть*. Нормальный прикус (нормальное смыкание зубов), обеспечивающий полноценные функции жевания и речи, а также эстетического восприятия лица человека.

**Ортологи.** От греч. *orthos* – *прямой* и *logos* – *слово*. 1. Гены другого организма, соответствующие генам данного организма. Другими словами, *ортологи* – гомологичные (одинаковые, или соответствующие) гены, присутствующие в разных геномах, т. е. у разных видов организмов (*гомологи*, обладающие явным сходством последовательности и функций у разных видов). Ортологи обнаруживаются у разных видов позвоночных и даже классов организмов. Так, например, в дрожжевых клетках 35 белков участвуют в сортировке вакуолярных белков. В геноме человека обнаружены 34 гена, кодирующих гомологи этих белков, и девять из них кодируют ортологи. Интересно отметить, что у мышей отсутствуют ортологи некоторых человеческих генов (см. **Парологи**). 2. Термин применяется также к белкам из разных организмов, имеющих соответствие (гомологию) в аминокислотных последовательностях.

**Ортомиксовирусы.** От греч. *ortho* – *прямо* (*orthos* – *прямой*), *муха* – *слизь* и *virus* (если это составное слово перевести дословно, то получится *истинные слизевые вирусы*). Вирусы семейства *Orthomyxoviridae*, включающего род *Influenzavirus* (вирусы гриппа серотипов А и В) и род без названия (вирус гриппа С) (см. **Грипп**). Вирионы ортомиксовирусов окружены плеiomорфными, содержащими фосфолипиды оболочками, несущими поверхностные выступы и содержат спиральный нуклеоид диаметром от 9 до 15 нм. Геном состоит из 8 отдельных молекул негативной одноцепочечной РНК с общей М.м.  $5 \times 10^6$  Da, кодирующий 9 главных вирусных белков, включая ферменты – *транскриптазу* (Р1-3) и *нейраминидазу* (NA). На поверхности вирусных частиц расположен гликопротеиновый комплекс, определяющий гемагглютинирующую активность вируса (антиген Н). Репликация вируса происходит в ядре, а сборка вирусных частиц в цитоплазме с последующим отпочковыванием от плазматической мембраны. Одновременная инфекция клетки вирусами различных штаммов приводит к образованию частиц, несущих смешанные (рекомбинантные) геномы, что наряду с высокой способностью к мутированию делает вирус неуязвимым для иммунной системы.

**Ортомитоз.** От греч. *orthos* – *прямой*, *правильный* и *митоз*. Деление клетки, идущее с образованием двухполюсного веретена. Выделяют

три формы ортомитоза: *открытый* (обычный митоз), *полуоткрытый* и *закрытый*. При открытом ортомитозе ядерная оболочка полностью распадается. Этот тип деления характерен для животных клеток, для клеток высших растений и некоторых простейших. В свою очередь эта форма представлена *астральным* или *анастральным* типами митоза. При *закрытом* ортомитозе полностью сохраняется ядерная оболочка и микротрубочки формируются в кариоплазме и (в отличие от плевромитоза) не связаны с ядерной оболочкой. При *полуоткрытом* ортомитозе веретено формируется с помощью расположенных в цитоплазме ЦОМТ, а ядерная оболочка разрушается только в полярных зонах (см. **Митоз, Плевромитоз**).

**Орторексия.** От греч. *orthos* – *прямой, правильный* и *orexis* – *аппетит*. Мания высокого качества питания, захватывающая всё большее число жителей развитых стран. Впервые это отклонение психики описал в конце 1990-х годов американский учёный Стив Брэтмен (см. также **Анорексия**).

**Ортостерические регуляторы.** От греч. *orthos* – *прямой* и *stereos* – *пространственный*. Вещества, связывающиеся с *активным центром* (ортостерическим сайтом) клеточного рецептора; они точно (стерически) подогнаны к своим “посадочным площадкам”. Существуют как эндогенные формы (различные лиганды рецепторов от факторов роста и нейротрансмиттеров до гормонов), так и лекарственные регуляторы, например, такие как  $\alpha$ - и  $\beta$ -блокаторы или нейролептики. Ортостерические регуляторы действуют по принципу простого переключателя – “включил-выключил” (см. **Рецепторы, Аллостерические регуляторы**).

**Орфан.** От англ. *orphan* – *сирота, сиротский*. 1. *Орфановыми* называют вирусы, которые удаётся распознать в лабораторных условиях, но связь которых с каким-либо заболеванием пока не установлена. 2. Термин также применяется для обозначения детей-сирот (“орфановые дети”).

**Орфанные болезни.** От англ. *orphan* < греч. *orphan* – *сирота, сиротский*. Общее название группы редких заболеваний (см. **Несовершенный остеогенез, “Хрустальные дети”**). По разным оценкам в нашей стране орфанными заболеваниями страдают от 2 до 6 млн. человек. Важно отметить, что редкие болезни могут затронуть человека в любом, а не только в раннем, возрасте и, как правило, эти недуги очень опасны для жизни и сопровождаются тяжёлыми страданиями. При этом эффективные способы лечения орфанных болезней в большинстве случаев отсутствуют. Хромает и точная диагностика.

Следует отметить, что изучение редких заболеваний позволяет понимать и механизмы возникновения распространённых болезней.

**Оскулум.** От лат. *osculum* – *ротик* < *oscula* – *пора, устье*. Устье, через которое вода из ветвящихся каналов парагастральной полости у губок выводится наружу.

**Осметерии (osmeterium).** От греч. osme – *запах* и лат. terreo – *пугать*. Защитные железы некоторых гусениц, например, гусениц бабочек-махаонов. Представляют собой складку покровов, снабжённую двумя рожками (вилкообразную мешковидную железу). При опасности *осметерий* выворачивается наружу и выделяет сильно пахнущую жидкость (*амион*).

**Осморегуляция.** От греч. osmos – *побуждение, толчок* и лат. regulo – *направляю* < regulae (regula) – *планка, линейка (правило)*. Совокупность физиологических процессов, обеспечивающих относительное постоянство осмотического давления жидкостей (плазмы крови и интерстициальной жидкости) внутренней среды организма.

**Осмоз.** От греч. osmos – *побуждение, толчок*. Односторонняя диффузия растворителя. Другими словами явление проникновения (просачивания) растворителя в раствор через полупроницаемую мембрану (пропускающую только растворитель), обуславливающее возникновение осмотического давления. Осмотическое давление плазмы крови в норме составляет 7,3 атм. (5600 мм рт. ст., или 745 кПа) (см. **Онкотический, Эндоосмос**).

**Осмотаксис.** От греч. osmos – *толчок, давление* и taxis – *расположение*. Свойство растущих органов высших растений смещаться (расти) в сторону оптимального осмотического давления.

**Осмофилы.** От греч. osmos – *толчок, давление* и phileo – *люблю*. Организмы, адаптированные к среде с высоким осмотическим давлением.

**Основной аппарат транскрипции.** Комплекс транскрипционных факторов, связывающийся с промотором, ещё до посадки на него РНК-полимеразы.

**Оспа натуральная.** Острая инфекция\*, вызываемая ДНК-содержащим вирусом группы оспы (*Orthopoxvirus*)\*\* (семейство поксовирусов), развитие которого происходит полностью в цитоплазме заражённых клеток. Геном вируса оспы содержит последовательности, характерные для генома человека и позволяющие ему маскироваться от иммунной системы. Заболевание сопровождается кожными высыпаниями, высокой температурой, ознобом, головными болями и болями в спине. Динамика кожных высыпаний характеризуется следующей схемой – кожные папулы → везикулы → пустулы → струпья → постоянные рубцы на коже (оспины, оспинные метки, или щедринки\*\*\*). Вирусы группы оспы обладают потенциально опасной для организма хозяина способностью вызывать ограниченную по продолжительности и масштабам пролиферацию клеток, после которой обычно следует их некроз. Синонимы – англ. small rocks – *пустулы*, лат. variola vera (от varius – *разнообразный, пёстрый, пятнистый* и vera – *истинный*).

\*Оспа только за XX век убила около 300 млн. человек.

\*\*Также называют вирусом *вариола*. Эти вирусы относятся к крупным, так называемым истинным вирусам, имеющим сложно

устроенный капсид и наружную липидную оболочку. Считается, что оспу с помощью масштабной вакцинации всего населения Земли удалось победить полностью к 1979 г., а в 1999 г. согласно решениям, принятым ВОЗ, все запасы вируса оспы, хранящиеся в России и США, должны были быть уничтожены, но сделано это не было к вящему удовлетворению учёных, пытающихся понять патогенные свойства вируса. Следует отметить, что с 1982 г. полностью прекращены прививки населения во всех странах от натуральной оспы.

\*\*\*Искажённое от “шадра”, отсюда “шадрина” – *восточная рябина*. На Руси оспе издревле называли “шадрой”. Существовало и ещё одно название оспы – “свороб”. Отсюда происходят слова *шадриный, шадровитый* – рябой, и *своробатый* – шероховатый.

**Оссеины.** От лат. *os (ossis)* – *кость* и греч. *protein* – *белок*. Группа белков – главная органическая составная часть костной ткани.

**Оссификация (англ. ossification).** От лат. *os (ossis)* – *кость* и *facio (facere)* – *совершать, делать*. Окостенение. 1. Процесс формирования костной ткани (образование кости, её рост), происходящий в результате замещения хрящевой ткани и насыщения её гидроксиапатитом. В длинных костях он начинается с диафиза при участии надкостницы. В результате происходит разрушение хондроцитов и образование на их месте полостей (полых ниш) с одновременным обызвествлением окружающего матрикса. 2. Образование кости из соединительной ткани (процесс происходит при развитии черепа). Различают оссификацию эмбриональную, происходящую в процессе раннего онтогенеза\* и регенеративную (восстановительную). 3. Изменения в костной ткани, включая патологические. Описаны случаи тяжёлой инвалидизирующей, патологической оссификации, в результате которой на месте мягких тканей (мышц, хрящей), т. е. там, где в норме костная ткань не встречается, формируются новые кости (заболевание называется *фибродисплазия оссифицирующая*).

\*Интересно отметить, что в скелете эмбриона последними формируются большие пальцы ног.

**Остаточные тельца.** Вторичные лизосомы, закончившие процесс переваривания и содержащие негидролизированный материал (остатки), например, жирные кислоты. В них почти нет гидролитических ферментов. Остаточные тельца выводятся путём экзоцитоза, либо накапливаются в клетке, либо смешиваются с цитоплазмой.

**Остеобласты.** От греч. *osteon* – *кость* (лат. *os, ossis*) и *blast* – *росток*. Клетки мезенхимного происхождения у позвоночных животных, вырабатывающие костную ткань (выделяют основное вещество кости, содержащее *оссеин* и *гидроксиапатит*). В растущей кости располагаются в зонах её роста, например, эпифизах трубчатых костей. В сформированной кости образуются только в участках регенерации и перестройки костной ткани. Остеобласты происходят из первичных остеогенных клеток (стволовых клеток остеобластов) и превращаются

в последующем в остециты, замурованные в лакунах остеидного материала. Маркёром *остеобластов* служит *щелочная фосфатаза*. Считается, что избыток фтора в организме может провоцировать трансформацию остеобластов с образованием злокачественной опухоли (остеосаркомы).

**Остеодентиновые зубы.** От греч. *osteon* – *кость* и лат. *dentis* – *зуб*. Зубы, в строении которых отсутствуют полости. Обнаружены у акул (см. **Ортодентиновые зубы**).

**Остеодермы.** От греч. *osteon* – *кость* и *derma* – *кожа*. Костные пластины, располагавшиеся под кожей у некоторых видов длинношеих динозавров зауропод, в частности, у титанозавров\*. Подобные остеодермы существуют и у некоторых современных животных (похожее на панцирь покрытие из роговых щитков у крокодилов, больших рептилий и броненосцев).

\*Считается, что такие остеодермы служили минеральным резервом, который помогал этим животным поддерживать высокие темпы роста и репродукции (откладка яиц) в трудные с экологической точки зрения времена. Обнаружены большие по величине остеодермы рапетозавра, объёмом до 10 л, опустошённые в результате прижизненного лизиса, т. е. содержащие внутренние полости до 5 л.

**Остеокласты.** От греч. *osteon* – *кость* и *klassis* (*klastos*) – *разломанный на куски* (*klaos* – *ломаю, разбиваю*). Клетки, разрушающие кость. Костная ткань – это динамичная система с постоянным синтезом и резорбцией основного материала, а также хранилище неорганических фосфатов и кальция. Она содержит специальные многоядерные клетки\* *остеокласты*, разрушающие (лизирующие) кость при её перестройках, происходящих в процессе роста, регенерации кости и при постоянном её обновлении. Считается, что примерно каждые 10 лет весь скелет человека обновляется полностью. Остеокласты постоянно, в буквальном смысле, ползают по трабекулам кости, разрушая её структуру (противоположной функцией обладают *остеобласты*) (см. **Остеобласты**). Остеобласты и остеокласты в норме представляют собой хорошо сбалансированную систему остеогенеза. Иногда эта система даёт сбой, приводящий к редкому заболеванию у детей, носящему название *несовершенный остеогенез* (см. **Несовершенный остеогенез**). Остеокласты оснащены хорошо развитой системой активных лизосом, обеспечивающих процессы резорбции кости. Маркёром *остеокластов* служит *кислая фосфатаза*. Синоним – *костные клетки-фаги*.

\*Остеокласты возникают в результате слияния друг с другом нескольких клеток. В этом смысле они подобны так называемым “телам воспаления” – многоядерным клеткам, возникающим в очагах воспаления.

**Остеология.** От греч. *osteon* – *кость* и *logos* – *учение, понятие*. Раздел анатомии позвоночных, посвящённый изучению скелета (строения костей и костной ткани).

**Остеома.** От греч. *osteon* – *кость* и *ома* – *опухоль, вздутие*. Доброкачественная опухоль, состоящая из костной ткани.

**Остеомаляция.** От греч. *osteon* – *кость* и *malakia* – *мягкость*. Размягчение костей в результате ряда заболеваний, нехватки кальциевых солей или витамина D. Остеомаляция возможна также при беременности (см. **Кальциферол**).

**Остеомиелит.** От греч. *osteon* – *кость*, *mielos* – *костный мозг* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление костного мозга (хроническое и рецидивирующее), ведущее к разрушению костного вещества.

**Остеон.** От греч. *osteon* – *кость*. Структурная единица компактного вещества кости у высших позвоночных животных – *гаверсова система\**, создающая её архитектуру и обеспечивающая высокую механическую прочность. Представляет собой систему вставленных один в другой цилиндров (от 5 до 20), образованных костными пластинками с центральным, или гаверсовым каналом внутри. Между пластинами располагаются лакуны, содержащие *остеоциты*, а вещество пластин пронизывают каналы, в которых проходят отростки контактирующих друг с другом остеоцитов. В гаверсовых каналах, покрытых соединительно-тканной оболочкой, *эндоостом\*\**, проходят кровеносные сосуды, анастомозирующие с сосудами соседних каналов, иннервирующие кость нервы и располагаются клетки *остеокласты* (см. **Остеоциты, Остеокласты**).

\*Названы по имени английского анатома Клоптона Гаверса (С. Havers, 1650–1702).

\*\*От греч. *endon* – *внутри* и *osteon* – *кость*.

**Остеопатология.** От греч. *osteon* – *кость*, *pathos* – *страдание* и *logos* – *наука, учение*. Раздел медицины, изучающий заболевания костной ткани (костей).

**Остеопетроз.** От греч. *osteon* – *кость*, *petra* – *скала, камень* и *-osis* – *состояние*. Нарушение резорбции кости, сопровождающее сжатием её полости и деформацией. Может вызываться мутациями мембранного хлоридного канала (изоформы CIC-7 Cl<sup>-</sup>-канала) в остеокластах.

**Остеопороз.** От греч. *osteon* – *кость* и *poros* – *проход, отверстие, пустота, скважина*. В буквальном смысле, “пористая кость”. Медицинский термин, хорошо знакомый многим пожилым людям. Остеопороз – уменьшение плотности костной ткани, вызванное её структурной перестройкой (которая чаще происходит у пожилых женщин, чем у мужчин), обусловленной возрастными гормональными изменениями в организме. Остеопороз характеризуется резким падением содержания в костях кальция, а также разрушением их белкового матрикса. Этот процесс может происходить также при избыточном образовании глюкокортикоидов или при длительной терапии с применением глюкокортикоидов. Другими словами, остеопороз – это отрицательный баланс между динамическими процессами отложения

и вымывания кальция из костей (в которых он присутствует в виде гидроксиапатита), что приводит к их повышенной хрупкости (см. **Дентин**). Предрасположенность к остеопорозу связывают с мутацией в гене рецептора витамина D; одновременно с этой же мутацией связывают и устойчивость к туберкулёзу, в результате чего, по-видимому, так массово и распространён остеопороз. При лечении остеопороза используют гормон паращитовидных желёз (паратгормон). Интересно отметить, что у здоровых людей концентрация паратгормона в крови хаотически колеблется, тогда как у пациентов, поражённых остеопорозом, она постоянна\* (см. **Паратгормон**). Остеопороз очень быстро развивается у космонавтов, находящихся в условиях невесомости. При этом за один месяц организм теряет до 1 % костной массы.

Врачи остеопороз образно называют “скрытым вором”. При развитии *остеопороза* часто формируется так называемый “вдовий горб” – изменения в фигуре у пожилых и старых женщин. Избыточные концентрации фтора в организме стимулируют пролиферацию остеобластов даже у пожилых людей, ухудшая течение остеопороза (см. **Флюороз, Остеобласты, Остеокласты, Остеосаркома**).

\*Некоторым жизненным процессам в норме присущ определённый беспорядок! (Иногда порядок и стабильность приводят к застою и заостенелости.)

**Остеосаркома.** От греч. *osteon* – *кость*, *sarcos* – *мясо* и *oma* – *вздутие, опухоль*. Самая распространённая форма рака костей. Возникает как результат трансформации клеток кости – *остеобластов* (см. **Остеобласты**). Поражает, главным образом, детей и подростков, у которых ещё идёт интенсивный рост костей.

**Остеосинтез.** От греч. *osteon* – *кость* и *synthesis* – *соединение, сочетание*. Соединение, сращивание обломков костей при лечении переломов.

**Остеотомия.** От греч. *osteon* – *кость* и *tome* – *рассечение, разрезание*. Операция рассечения кости, например, при ампутации конечности.

**Остеофиты.** От греч. *osteon* – *кость* и *phyton* – *растение, отросток*. Костные наросты различной этиологии. Остеофиты позвонков могут сдавливать спинной мозг и нервные корешки, и быть причиной постоянных болей.

**Остеохондроз.** От греч. *osteon* – *кость*, *chondros* – *хрящ* и *-osis* – *состояние*. Заболевание костно-хрящевой ткани позвоночника (чаще встречаются шейный и поясничный остеохондроз). Остеохондроз имеет различные проявления, главное из которых хронические боли, обусловленные выпадением позвоночного диска (его грыжей), остеофитами, деформациями позвонков, излишней их подвижностью и т. д. Говоря образно, остеохондроз – это плата за вертикальное положение тела.

**Остеохондропатия.** От греч. *osteon* – *кость*, *chondros* – *хрящ* и *pathos* – *страдание*. Заболевания костной ткани, ведущие к структурным и морфологическим изменениям губчатого вещества коротких костей и эпифизов длинных костей.

**Остеоциты.** От греч. *osteon* – *кость* и *kytos* – *клетка*. Специализированные клетки костной ткани позвоночных животных, образующиеся из *остеобластов* при их дифференцировке, специализированные на “строительстве” кости (см. **Остеобласты**, **Остеокласты**).

**Остии.** От лат. *ostium* – *вход, устье*. Отверстия в трубчатом сердце у членистоногих животных (ракообразных, насекомых), через которые гемолимфа, богатая кислородом проникает из перикарда в сердце (в полость перикарда приходит от жабр по жаберно-сердечным каналам). При систоле остии закрываются клапанами, и гемолимфа проталкивается в артерии, из которых она изливается в полостные лакуны. У одних видов раков сердце имеет вид длинной трубки и снабжено многочисленными остиями, расположенными в каждом сегменте тела, а, например, у десятиногих раков сердце короткое и снабжено только тремя парами остий.

**Остит.** От греч. *osteon* – *кость* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление костной ткани.

**Остракум.** От греч. (англ.) *ostrakon* – *черепок*. Фарфоровидный слой раковины моллюсков, образованный известковыми призмами (кальцита или арагонита), ориентированными перпендикулярно поверхности створок. Снаружи остракум покрыт *периостракумом*, а у некоторых видов изнутри покрыт ещё и перламутровым слоем, образующим *гипостракум*.

**Острая перемежающаяся порфирия.** От греч. *porphyreos* – *пурпурный*. Заболевание, вызванное недостаточностью активности фермента *синтазы уропорфириногена-1* и повышенной активностью фермента *синтазы δ-аминолевулиновой кислоты*. Симптоматика болезни включает в себя частичные параличи, приступы спутанности сознания и колики в животе, обусловленные накоплением в нервных клетках δ-аминолевулиновой кислоты, что приводит к нарушению функции нервных волокон\*, вплоть до их демиелинизации. Другими словами, развивается *аксональная невропатия* (см. **Гаплонедостаточность**).

\*Горможение активности натрий/калий-зависимой аденозинфосфатазы, вызванное накоплением в нейронах δ-аминолевулиновой кислоты приводит к нарушению транспорта ионов через мембраны нейронов (аксонов).

**Острова патогенности (англ PaIs или PIs).** Аббревиатура PIs образована от англ. *pathogenic islets* – *островки патогенности*. Большие хромосомные районы (35–200 тыс. п. н.) в геномах грамотрицательных и грамположительных бактерий (участки бактериальных “хромосом”), в которых расположены друг за другом (собраны в кластеры) гены, кодирующие такие белки, как адгезины, инвазины и экзотоксины, через

которые реализуется вирулентность патогенных бактерий. Другими словами, в *островках патогенности* закодированы *факторы вирулентности* (см. **Факторы вирулентности**). Такие кластеры обычно отсутствуют в геномах непатогенных изолятов. Интересно отметить, что PIs кодируют интегразу и могут быть расположены в плаزمиде как, например, у *Bacillus anthracis* и *Shigella*. Приобретение островка патогенности непатогенным штаммом делает его способным вызывать те или иные заболевания, например, у трёх разных штаммов *E. coli* в PaI-A закодирован лабильный *энтеротоксин*, активирующий аденилатциклазу в клетках тонкого отдела кишечника (энтероцитах)\*, в PaI-B закодированы *уропатические пили*, способные связываться с рецепторами Гал-Гал на эпителии мочевыводящих путей, а в PaI-C закодированы *ферменты*, синтезирующие капсульный антифагоцитарный полисахарид K-1 (см. **Кишечная палочка**).

\*В результате повышается концентрация цАМФ, который вызывает массиванный выход электролитов и жидкости в просвет кишечника (диарею).

**Острый комбинированный иммунодефицит (синдром SCID).** От англ. severe combined immune deficiency. Врождённое генетическое заболевание, проявляющееся у маленьких детей и приводящее к гибели всех лимфоцитов и отсутствию иммуноглобулинов. Возникает в результате мутации в гене *аденозиндезаминазы (ADA)*, локализованном на хромосоме 20. Такие дети оказываются совершенно беззащитными перед любой инфекцией, и сохранить им жизнь удаётся только в абсолютно стерильных (гнотобиологических) условиях. Для лечения требуется пересадка подходящего костного мозга, или постоянное введение в кровь ребёнка белка PEG-ADA, полученного от крупного рогатого скота. Кроме того, именно при SCID впервые была *успешно* применена генно-инженерная методика ретровирусной коррекции дефектных лимфоцитов *in vitro* с последующим возвращением их в организм больного ребёнка (см. **Генная терапия**). Однако, у пяти из двадцати детей, впервые прошедших генную терапию, развился лейкоз, вызванный неточным\* встраиванием в геномную ДНК ретровирусного вектора. Синоним – *алимфоцитоз* (см. **Алимфоцитоз**).

\*Вектор может встраиваться рядом с клеточным онкогеном (протоонкогеном) и активировать его неадекватную экспрессию, приводящую к раку.

**Осфрадии.** От греч. *osphrainomai* – *нюхаю, обоняю* и *eidos* – *сходство, вид*. Органы химического чувства (обоняния, воспринимающие также изменения осмотического давления), располагающиеся на основаниях *ктенидий* (т. е. на пути тока воды через жабры) у моллюсков (см. **Ктенидии**).

**Осцилляция.** От лат. *oscillatio* – *качание, раскачивание*. Например, *осцилляторный* механизм синхронного дробления яиц земноводных, предложенный Ньюпортом и Киршнером (Newport, Kirschner, 1984).

**Отделительный слой.** Рыхлый слой клеток в основании листового черенка, отмирающий в результате апоптоза во время осеннего листопада (см. **Апоптоз**).

**Отёк.** Избыточное пропитывание тканей или органов жидкостью. Больше всего пропитываются отёчной жидкостью части тела, содержащие рыхлую клетчатку: веки, мошонка, гортань и подкожная клетчатка. Генерализованный отёк кожи и подкожной клетчатки называется анасаркой (*anasarka*). Накопление жидкости в серозных областях тела называется водянкой. Водянка брюшной полости – *асцит*, водянка плевральной полости – *гидроторакс*, а водянка яичка – *гидроцеле*. Отёк Квинке – гигантская крапивница – ярко розовые волдыри на коже и отёк гортани (см. **Аллергия**). Синонимы – *hydrops*, *oedema*, например, в слове *микседема* – слизистый отёк.

**Отолиты.** От греч. *otos* – *ухо* и *lithos* – *камень*. Мельчайшие зёрна кальцита (карбоната кальция), присутствующие в тонком пристеночном слое эндолимфы внутреннего уха позвоночных животных и человека, и служащие компонентами органа равновесия (вестибулярного, или отолитового аппарата). Перемещения отолитов при изменении положения тела (точнее, положения головы) в пространстве фиксируют чувствительные ресничные (волосковые) бокаловидные клетки, расположенные среди клеток цилиндрического эпителия, выстилающего изнутри поверхности трёх полукружных каналов внутреннего уха. Информация об этом передаётся окончаниям вестибулярного нерва и поступает в мозжечок, играющий роль коммутатора. Нарушения функционирования отолитового аппарата в результате инфекций, действия антибиотиков, алкогольной интоксикации\* и при некоторых хронических заболеваниях (например, при болезни Миньера\*\*) приводят к головокружению и тошноте.

\*Считается, что алкоголь, легко проникая в структуры внутреннего уха, разбавляет содержащуюся в них жидкость, и тем самым, повышает чувствительность вестибулярного аппарата.

\*\*Водянка внутреннего уха.

**Отстающая цепь.** (Англ. *lagging\* strand*, где *lag* – *отставание*, *запаздывание* и *strand* – *стренга*, *нить*, *цепь*). Цепь ДНК, идущая в направлении 3'→5' (в обратном направлении) и поэтому синтезирующаяся прерывисто\*\* в виде коротких фрагментов 5'→3', ковалентно соединяющихся позднее в непрерывную цепь полинуклеотидов. Синтез отстающей цепи требует повторной инициации затравок (праймеров) (см. **Лидирующая цепь**, **Фрагменты Оказаки**). В 2016 г. российскими биоинформатиками было обнаружено, что отстающая цепь ДНК более уязвима, и на ней происходит больше мутаций, возникающих при участии белка АРОВЕС, атакующего одноцепочечную ДНК (см. **Белок АРОВЕС**).

\**Lagging* – *сдвиг фаз* (*lagging current* – *отстающий по фазе*).

\*\*Связано это с тем, что ДНК-полимеразы присоединяют нуклеотиды только к свободному 3'-концу.

**Офидиотоксины.** От англ. ophidian < греч. ophis – змея и toxikon – яд. Общее название ядов, вырабатываемых ядовитыми железами змей и представляющих собой смеси нескольких веществ, среди которых главную роль играют токсические белки. По своему действию токсические вещества змеиных ядов подразделяются на *нейротоксины*, *геморрагины*, *гемолизины*, *цитотоксины*, *преципитины* и *протеазы* (протеолитические ферменты). Например, яд эфы, разрушая стенки сосудов, вызывает внутренние кровотечения, а яд аспида (египетской кобры), блокируя передачу импульсов по нервным волокнам, вызывает паралич дыхательного центра. Яд гадюки вызывает свёртывание крови и гемолиз эритроцитов, а яд щитомордника, напротив, препятствует её свёртыванию. В яде некоторых змей присутствуют и безазотистые вещества – змеиные *сапотоксины*. Так из яда кобры выделяют *офиотоксин*, а из яда гремучей змеи – *краталотоксин*.

Знаменитый понтийский царь Митридат Эвпатор (132–63 гг. до н.э.) исследовал действие ядов на преступниках и на самом себе, ища способы лечения змеиных укусов. На основе его опытов было создано сложное универсальное противоядие под названием “терьяк”, которое широко применялось в течение многих веков. В древности в Индии существовал оригинальный способ убийства – поцелуй “девушки-дишканди”, которых с детства приучали к малым дозам яда.

**Офиоплутеус.** От греч. ophis – змея и лат. pluteus – щит. Личинки у офиур.

**Офиотоксин.** От греч. ophis – змея и toxikon – яд. Прогаптон из группы *сапотоксинов*, содержащийся в яде кобры (см. **Прогаптоны**, **Сапотоксины**).

**Офиоцефальный.** От греч. ophis – змея и kerhalon – голова. *Змееголовый*. Например, офиоцефальные педицеллярии скелета иглокожих.

**Офиуры.** От лат. Ophiuraidea – *похожие на змей* (где греч. ophis – змея и eidos – *сходство*). Класс морских животных типа иглокожих. Офиуры обладают выдающейся способностью к регенерации.

**Офтальмия.** От греч. ophthalmos – *глаз* и -ia – *условия*. 1. Тяжёлый гнойный конъюнктивит. 2. Воспаление внутренних структур глаза.

**Офтальмология.** От греч. ophthalmos – *глаз* и logos – *наука*. Медицинская специальность, изучающая органы зрения (их строение и функцию), их заболевания и способы лечения, а также аномалии рефракции.

**Охра-мутация.** От англ. ochre – *охра*. Мутация, приводящая к появлению терминирующего UAA-триплета (*охра-кодона*) в сайте, первоначально занятом другим триплетом (см. **Терминирующие кодоны**, **Нонсенс-мутации**).

**Охра-супрессор.** От англ. ochre – *охра* и лат. suppressus – *подавление*. Ген, кодирующий мутантную тРНК, способную узнавать терминирующий кодон UAA. В результате такой мутации трансляция может быть продолжена.

**“Очистительные станции”.** Места на территории коралловых рифов, где обитают организмы-чистильщики (рыбы, креветки и др.), несущие особые цветовые метки, получившие общее название “*голубой чистильщик*”. Метки сообщают рыбам-клиентам, что чистильщик готов выполнить свою работу, и что его не следует есть. Считается, что на очистительных станциях рыбы-клиенты получают также тактильные раздражения, играющие какую-то важную роль в их физиологии.

**Оцелли.** От лат. ocellus – *глазок, бугорок*. Дополнительные простые глазки у некоторых видов насекомых, обычно располагающиеся на лобно-теменной поверхности головы (см. **Стеммы**).

*“Верное воззрение на природу  
оказывается полезным всякой практике”.*

И. В. Гёте

## II

*Живая природа определённо предпочитает  
изохимизм одинаковых функций.*

**Пагитозные.** От греч. pagos (παγος) – *лёд* и -osis – *состояние*. Животные, жизнедеятельность которых зависит ото льда. Например, пагитозные тюлени, обитающие на льду и строящие ледовые домики для размножения.

**Паклитаксель.** От слова пакля (отход первичной переработки пеньки) и лат. названия тиса (тисса) – *Taxus*. Природная субстанция – митотический ингибитор, делающий митотическое веретено очень стабильным, в результате чего этот временно существующий белковый комплекс в конце митоза не может распадаться. Паклитаксель содержится только в коре очень редкого и медленно растущего\* тихоокеанского тисового дерева. Используется для приготовления очень эффективных препаратов (cancer-drugs) для лечения ряда опухолей (немелкоклеточного рака лёгкого, яичников и молочной железы). В настоящее время налажено его производство в суспензионных культурах растительных клеток (см. **Таксол**). Синонимы – *паклитаксел* (англ. *paclitaxel*).

\*По продолжительности жизни деревья тиса относятся к почти вечным видам. Достоверно зарегистрированная продолжительность жизни тиса в Англии более 1600 лет. Первые плоды у тиса появляются только через 300 лет. Кора и листья тиса токсичны и при опадении на почву

они уничтожают все другие виды растений вокруг дерева, оставляя тису разлагающиеся органические останки.

**Палатосшиз.** От лат. palatum – *нёбо* и греч. schiso – *расщелина, расщепление*. Порок развития, известный под зооморфным названием “волчья пасть” (расщелина нёба) и наблюдающийся в некоторых семьях у 20–54 % всех их членов.

**Палеоантропология.** От греч. palaios (paleo) – *древний, старый*, anthropos – *человек* и logos – *наука, учение*. Раздел антропологии, изучающий костные останки ископаемых людей. Современная палеоантропология использует также методы палеогеномики (см. **Палеогеномика, “Древняя” ДНК**).

**Палеобиоценоз.** От греч. palaios – *древний* и биоценоз. Совокупность ископаемых растений и животных, найденных в одной местности.

**Палеобиогеография.** От греч. palaios – *древний*, bios – *жизнь* и география. Наука, изучающая закономерности распространения вымерших организмов.

**Палеоботаника.** От греч. palaios – *древний* и ботаника. Раздел палеонтологии, изучающий ископаемые растения.

**Палеоген.** От греч. palaios – *древний* и genos – *род (genesis – рождение)*. Первая половина третичного периода в геологической классификации. Период кайнозоя, продолжительностью 35–40 млн. лет, подразделяющийся на *палеоцен, эоцен* и *олигоцен*.

**Палеогеномика.** Раздел геномики, специализирующийся на секвенировании геномов вымерших организмов. Это очень проблемная задача, поскольку ДНК в биологическом материале со временем распадается. Обычно что-то удаётся сделать лишь с образцами, сохранявшимися в вечной мерзлоте. Так, например, в 2013 г. (*The Scientist*) датскими учёными был прочитан весь геном неизвестного непарнокопытного животного (ископаемой лошади) по образцу ДНК, выделенному из кусочка кости ноги, которому почти 700 тысяч лет. Для исключения загрязнения современным генетическим материалом был применён метод, получивший название “платформа секвенирования единичных молекул Helicos”. Для сравнения был прочитан также геном лошади, жившей 43 тысячи лет назад, 5 геномов лошадей современных пород, геном последней дикой лошади – лошади Пржевальского и один геном осла. В результате сравнения геномов удалось подсчитать возраст самого раннего общего предка всех видов рода Equus (лошадей), включая зебр и ослов, который жил около 4,5 млн. лет назад (см. **“Древняя” ДНК, Палеоантропология, Музеомика**).

**Палеозой.** От греч. palaios – *древний* и zoe – *жизнь*. Эра в геологической истории развития Земли, наступившая после Венда, продолжительностью 335 млн. лет, объединяющая Кембрий, Ордовик, Силур, Девон, Карбон и Пермь (периоды, или системы) и предшествующая Мезозою.

**Палеозоология.** От греч. palaios – *древний*, zoon – *животное* и logos – *наука, учение*. Раздел палеонтологии, изучающий ископаемых животных.

**Палеокортекс.** От греч. palaios – *древний* и лат. cortex – *кора* < *древесная кора* (оболочка, кожица). Эволюционно наиболее древняя область коры головного мозга. Включает гиппокамп, обонятельную кору и медиальные височные доли.

**Палеонтология.** От греч. palaios – *древний*, ontos – *существо* и logos – *наука* (слово). Наука, изучающая ископаемые животные и растительные организмы. Включает палеоботанику и палеозоологию.

**Палиндромы.** От греч. palindromeo – *бегу назад*, где palin – *опять* и dromos – *бег*. Слова или фразы, читающиеся слева направо или справа налево одинаково\*, например: “*Тише разум – муза решит*”. В приложении к ДНК-овым текстам *палиндромы* – это перевёртыши или обращённые повторы\*\* – зеркальные последовательности двухцепочечной ДНК, читающиеся одинаково в одном направлении в антипараллельных комплементарных цепях (5'→3').

Например, последовательность:

← 3'AGGTTACATGTAACCT5'  
5'TCCAATGTACATTGGA3' →

Палиндромы образуют также инвертированные повторы, прилежащие друг к другу в одной цепи (см. **Инвертированные повторы**). Обращённые повторы рассеяны по всему геному и среди них встречаются как повторяющиеся, так и неповторяющиеся последовательности. Многие палиндромные повторы являются членами *Alu*-семейства. Короткие, симметричные палиндромные последовательности имеют, в частности, регуляторные участки некоторых генов, экспрессирующихся в ответ на действие липофильных гормонов и называемые *гормон-респонсивные элементы* (HREs – *hormon responsive elements*). Обычно они являются усилителями (энхансерами) транскрипции, с которыми связываются комплексы *ядерный рецепторный белок/лиганд* (гормон).

\*М. Д. Франк-Каменецкому принадлежит подходящий к теме палиндром “*негнипапинген*”.

\*\*Из-за высокой скорости ренатурации эту фракцию ДНК иногда называют “*схлопнувшейся*” ДНК или ДНК, *ренатурирующей в нулевой момент времени*.

**Палинтомия.** От греч. palin – *снова*, tome – *разрезаю* (temnein – *резать, рассекать*) и -ia – *условия*. 1. В общем смысле, повторное деление. 2. Процесс дробления-деления яйца, при котором клетки-потомки прогрессивно мельчают, пока не достигают размеров исходной не гипертрофированной клетки. 3. Способ бесполого размножения у простейших, при котором происходит серия сближенных во времени делений материнской особи. В результате происходит палинтомическое формирование большого количества однородных клеток, принадлежащих одному поколению. (Так возникает колония простейших организмов.)\* Эти клетки, не успевая вырасти и приобрести самостоятельность, в свою

очередь, приступают к последующим делениям (например, после 6-го палинтомического деления образуется 64 клетки 6-го метагамного поколения, а девятое – состоит уже из 512 клеток и т. д.). При этом все клетки остаются связанными друг с другом как единое существо. Такой способ размножения простейших поражает явным сходством с дроблением яйца многоклеточных животных. Существование особей метагамных палинтомических поколений обеспечивается за счёт запасов накопленных гипертрофированным материнским организмом. Такое иждивенческое существование потомков называется *эмбрионизацией* (см. **Метагамия, Теория эмбрионизации**).

\*Согласно гипотезе А. А. Захваткина (1949 г.) процесс мог представлять собой наиболее вероятный путь возникновения многоклеточных организмов.

**Палинология.** От греч. *palino* – *сыплю, посыпаю* (пыльца) и *logos* – *наука*. Раздел ботаники, изучающий пыльцу и споры растений (их форму и тонкие детали строения)\*. Особый раздел палинологии – *палеопалинология*, изучающий пыльцу ископаемых растений\*\*.

\*Каждому семейству, роду, а часто и виду растений соответствует пыльца определённой формы, размеров и строения.

\*\*Споры и пыльца наиболее сохранные из останков когда-то живших растений. На дне водоёмов, в толще песка и ила, в глине или торфе споро-пыльцевые комплексы сохраняются тысячи и даже миллионы лет. Следует подчеркнуть, что неизменными во многих случаях остаются только оболочки (наружный скелет) пыльцы, устойчивый к внешним воздействиям. Первые описания ископаемой пыльцы сделал в 1836 г. немецкий учёный Гепперт.

**Палладин\***. Цитоскелетный белок, отвечающий за форму и строение клеток различных тканей. Установлено, что концентрация палладина в клетках со сложной архитектоникой (нервные клетки, клетки кожи, которые как бы сплетены друг с другом подобно шерстяным ниткам в вязаном полотне) значительно выше, чем в других клетках. В клетках, не имеющих чёткой генетически predetermined формы, белок палладин практически отсутствует. Палладин также отвечает за прикрепление или, напротив, разъединение клеток между собой. Например, мелких молекул палладина много в матке мыши во время овуляции (обеспечивают функцию прикрепления зародыша к эндометрию). Накопление в клетке разновидности крупных молекул палладина, напротив, делает клетку совершенно свободной и мобильной. Белка такой формы много в метастазирующих клетках.

\*Название происходит от имени итальянского архитектора XVI в. Андреа Палладио (1508–1580), представителя эпохи позднего Возрождения, основоположника течения в архитектуре – *палладианства*.

**Палисадные клетки.** От фр. *palissade* – *столбчатый* < прованс. *palissa* – *часток* < лат. *palus* – *кол*. Плотный слой тонкостенных цилиндрических клеток в мезофилле, расположенный под эпидермисом

верхней стороны листа – разновидность ассимиляционной ткани, состоящей из клеток, вытянутых и ориентированных перпендикулярно поверхности листа (см. **Паренхима палисадная**).

**Паллиум.** От лат. *pallium* – *покрывало, плащ, мантия, покров, полог* < *pallio* – *прикрываю*. 1. Анатомическая структура у позвоночных – кора большого мозга, включая подлежащий слой белого вещества. Синонимы (англ.) – *brain mantle* – *мантия мозга, плащ головного мозга*. 2. Мантия у моллюсков (см. **Мантия**).

**Паллидум.** От лат. *pallidum* (*pallidus*) – *бледный*. Глубинная анатомическая структура головного мозга (структура подкорковой области), лежащая в основании переднего мозга и носящая название “*бледный шар*”. Нейроны паллидума тесно связаны с прилежащим ядром (*nucleus accumbens*) и получают сигналы от него. Считается, что вентральный паллидум представляет собой один из ключевых элементов системы, контролирующей движения, ответственной за планирование действий, а также обеспечивающей чувство удовольствия и наслаждения, а, возможно, и когнитивные процессы (см. “**Система вознаграждения**”, Хантингтин).

**Паллиатив, паллиативный.** От фр. *palliatif* < лат. *pallio* – *прикрываю*. Средство, приносящее временное облегчение, без излечения. Паллиативы направлены на снятие беспокойства, бессонницы, депрессии, тошноты, например, у онкологических больных. Паллиативная медицина традиционно используется для лечения безнадежно больных людей и включает в себя активное и сострадательное лечение, но в такой помощи нуждаются и хронически больные люди, и родственники безнадежно больных, и даже сами врачи, постоянно находящиеся в условиях стресса и “кризиса беспомощности”.

**Палочка Коха\***. Возбудитель туберкулёза лёгких (поражает и другие органы) – грамположительная кислотоустойчивая бактерия *Mycobacterium tuberculosis*, не имеющая капсул и жгутиков, и не образующая спор. В различных популяциях человека обнаружены 7 больших групп туберкулёзных бактерий (седьмая недавно в Сомали), отличающихся генетическими маркерами, передающихся с различной скоростью и имеющих различную продолжительность латентного (доклинического) периода инфекции. Примерно треть населения Земли являются носителями латентных форм микобактерий. В настоящее время в человеческих популяциях всё чаще встречаются резистентные ко многим антибиотикам и устойчивые к лечебным воздействиям штаммы\*\*, что создаёт серьёзные медицинские, социальные и экономические проблемы. В феврале 2007 г. в Италии был обнаружен первый случай туберкулёза, совершенно устойчивого ко всем известным лекарственным препаратам (форма XDR-TB, *extremely drug-resistant*). С помощью выявления однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs) (см. **Снипы**), используемых в качестве молекулярно-генетических меток, швейцарскими учёными (Базель) в 2013 г. (*Nature Genetics*) была прослежена

эволюционная история возбудителя туберкулёза. Оказалась, что бактерия появилась не 10 тысяч лет назад, как считалось, а значительно раньше, и следовала за человеком повсюду, по мере его расселения по миру, на протяжении последних минимум 70-ти тысяч лет. Анализ филогенетического дерева туберкулёзной палочки позволяет прийти к выводу о высокой вероятности возникновения возбудителя в Африке почти в то же самое время, когда появился и человек современного анатомического типа. При этом по мере расселения человека из Африки и роста человеческих популяций возрастало и разнообразие микобактерий. По-видимому, рост популяций и локальных поселений человека создавал оптимальные условия, в которых микобактерии эффективно распространялись и эволюционировали (см. **Микобактерии**).

\*Открыта в 1882 г. немецким сельским врачом и микробиологом Робертом Кохом (1843–1910).

\*\*Следует отметить, что широкое применение антибиотиков, выбивая менее устойчивые и менее вирулентные формы, способствовало отбору и распространению наиболее агрессивных штаммов возбудителей туберкулёза. Эволюционные и популяционные исследования показали, что возрастание численности популяции изменяет тактику микроорганизма, он становится более агрессивным и, напротив, в малых популяциях его агрессивность падает (что и характерно для наиболее древних форм). Следует также отметить, что эволюция микобактерий не связана с изменением поверхностных белковых антигенов, как это происходит со многими возбудителями инфекций у человека, а связана с воздействием на иммунную систему человека. При этом одни штаммы подавляют иммунную систему, а другие, напротив, резко усиливают иммунный ответ, что приводит к быстрому разрушению лёгких. Отсюда следует, что не бактерия убивает организм, а он сам себя убивает в результате активных попыток избавиться от неё.

**Пальмеллеvidный.** От лат. *palmella* – *пальмелла* (пальмочка) < *palmes* (*palmitis*) – *отпрыск, побег, пальмовая ветвь* < *palma* (*palmus*) – *ладь* (ладонь). Пальмеллеvidное состояние – образование у хламидомонад, представляющее собой форму переживания неблагоприятных условий среды (например, недостаток воды или кислорода). При этом молодые особи после деления материнской клетки не расходятся и не приобретают жгутики, а покрываются слизью. Внутри такого слизистого скопления клетки продолжают делиться. Синонимы – *пальмеллеформный* (*palmelliformis*), *пальмеллоидный* (*palmelloidum*).

**Пальмитиновая кислота.** От лат. *palmes* – *пальмовая ветвь*. Одноосновная насыщенная карбоновая кислота. В больших количествах содержится в пальмовом масле.

**Пальмитины.** От лат. *palmes* – *пальмовая ветвь*. Эфиры пальмовой кислоты (составная часть многих животных жиров).

**Пальпация.** От лат. *palpatio* – *ощупывание*. Диагностический приём обследования внутренних органов пациента путём ощупывания.

**Пальпиграды (*Palpigradi*).** От лат. *palpo* – *гладить, похлопывать* и *gradi* – *шагать, ступать, идти*. Щупальцеходные. Отряд примитивных мелких (до 2 мм) паукообразных, у которых вторая пара конечностей – *педипальпы* – служит ходильными ногами (см. **Педипальпы**). Синоним – *кенениш*.

**Пальпитация.** От лат. *palpitatio* – *учащённое сердцебиение*. Выраженная пульсация сердца с тахикардией.

**Пальпиформный.** От лат. *palpiform* – *щупикообразный* < *palpa* (*palpus*) – *щупик, пальпа, щупальце* и форма. Пальцеобразный (пальцевидный, щупикообразный) по форме, похожий на пальпу (*palpus*).

**Пальпы.** От лат. *palpa* (*palpus*) – *щупик, щупальце, пальпа* (*palpulus* – *небольшое щупальце, щупик*).

Интересно отметить, что у сидячих форм многощетинковых червей (полихет), живущих в известковых трубках, видоизменённые пальпы выполняют функцию жабр.

**Памплегия.** От греч. *pan* – *всеобщий, всё* и *plegia* – *расстройство*. Общее расстройство функций организма.

**Панамицин.** Антибиотик, образуемый актиномицетом *Streptomyces alboniger*, стимулирующий образование воздушного мицелия и, соответственно, процесс споруляции и образование конидий со спорами.

**Панацея.** От греч. имени богини исцеления *Panakeia*, означающего *универсальное средство от болезней*. Средство, якобы, излечивающее от всех болезней, мифическое лекарство.

**Панваскулит.** От греч. *pan* – *весь, все, всеобщий*, *vas* – *сосуд* и суффикс “ит”, указывающий на процесс воспаления. Воспаление всех слоёв стенки кровеносного сосуда. Синоним – *панангит*.

**Пангамия.** От греч. *pangamu* – *беспорядочное спаривание*. Свободное формирование пар (свободное скрещивание в популяции или группе) (см. **Панмиксия**).

**Пангамовая кислота.** Водорастворимый витамин группы В (витамин-В<sub>15</sub>). Гипо- и авитаминоз приводит к ослаблению сердечной деятельности, нарушению синтеза окислительных ферментов и непереносимости алкоголя.

**Пангенезиса теория.** От греч. *pan* – *всё* (всеобщий) и *genesis* – *происхождение*. Теория, предложенная в 1868 г. Ч. Дарвином для объяснения причин биологической изменчивости, поставляющей материал для естественного отбора. Отражает *ламаркистский подход* в представлениях о механизме передачи приобретённых признаков и вызывает интерес только(!) с точки зрения, отражающей исторический ход развития научной мысли (см. **Барьер Вейсмана**).

**Пандемия.** От греч. *pan* – *весь, все, всеобщий*, *demos* – *народ* и *-ia* – *условия*. Буквально, то, что охватывает весь народ. Широко распространённая эпидемия, охватившая целые страны и континенты. Считается, что пандемическим потенциалом обладает подтип птичьего

вируса гриппа H5N1, если приобретёт способность передаваться от человека к человеку.

**Панзоотия.** От греч. pan – *всё, всеобщий*, zoon – *животное* и -ia – *условия*. Инфекция, превышающая по распространённости пределы животной популяции и часто охватывающая другие территории и даже континенты.

**Паницево отверстие.** Проход, лежащий в основании артериальных стволов у крокодилов, через который артериальная кровь частично проникает из правой дуги аорты в левую.

**Панкреатит.** От греч. pankreas – *поджелудочная железа* и суффикса “ит”, указывающего на процесс воспаления. Воспаление поджелудочной железы (острое или хроническое).

**Панкреатин.** От греч. pankreas – *поджелудочная железа*. Фармакологический препарат, содержащий пищеварительные ферменты поджелудочной железы – трипсин и амилазу.

**Панкреатический полипептид.** От греч. pankreas – *поджелудочная железа*. Полипептидный гормон, продуцируемый F-клетками поджелудочной железы. Влияет на содержание гликогена в печени и желудочно-кишечную секрецию.

**Панкреозимин.** От греч. pankreas – *поджелудочная железа* и zyme – *буквально, дрожжи, закваска* (в переносном смысле – *фермент*) (см. **Зимаза**). Гуморальный регулятор пищеварительного тракта, образующийся в двенадцатиперстной кишке и стимулирующий образование ферментов поджелудочной железой (см. **Секретин**).

**Панмиксия.** От греч. pan – *весь, всеобщий* и mixis – *смешивать*. Свободное скрещивание разнополых особей между собой в пределах определённой группы или популяции перекрёстно скрещивающихся организмов\*. В природе панмиксия никогда не бывает абсолютной (см. **Пангамия**).

\*В панмиксной популяции ассоциация между любыми генами, представленными разными аллелями, устанавливается на основе случайности.

**Паноистические яичники.** От греч. pan – *всё* и лат. oidium – *уменьшит*. от греч. oon – *яйцо*. Яичники наиболее примитивных групп насекомых, в которых отсутствуют классические трофоциты. В качестве питающих клеток в таких яичниках имеются лишь клетки фолликулярного эпителия.

**Панспермия (гипотеза панспермии).** От греч. pan – *всё*, sperm – *семя* и -ia – *условия*. Гипотеза была выдвинута немецким врачом Германом Рихтером (1818–1876) в 1865 г. и окончательно сформулирована в 1895 г. шведским физико-химиком Сванте Августом Аррениусом (1859–1927). Согласно гипотезе жизнь была занесена на Землю из Космоса с космической пылью (под давлением света), метеоритами, астероидами или кометами\* (см. **Споры бактериальные**). Гипотеза не предполагает объяснения первичного происхождения жизни. Сторонником гипотезы

был Френсис Крик, который считал, что на Землю был занесён “генетический код” и “машинерия” для его функционирования.

\*Споры микроорганизмов могли выживать, находясь в микропорах космических тел, прилетевших на Землю, например, с Марса.

**Пантотеновая кислота.** От греч. *pantos* – *весь*. Биологически активное вещество – предшественник кофермента А, широко распространённое в растительных и животных тканях. Обозначают как витамин В<sub>5</sub>, входящий в водорастворимую группу витаминов В. При недостатке витамина В<sub>5</sub> развивается дерматит. Особенно много витамина В<sub>5</sub> содержится в грибах шиитаки.

**Пантофагия.** От англ. *panthophagous* – *всеядный* < греч. *pan* – *всё* и *phagein* – *пожирать*. Всеядность. К таким пантофагам относятся человек, свинья и медведь, у которых пищеварительная система (кишечник, ферментативный аппарат и кишечная микробиота) приспособлена к усвоению как растительной, так и животной пищи. Удивительно, но белки, кроме орехов и семян, могут также поедать насекомых, яйца и даже птенцов. Синонимы – *эврифагия*, англ. *omnivorous* < лат. *omnivorus* – *всеядность* (*omnivore* – *всеядное животное*).

**Панцирь.** От нем. *Panzer* < итал. *panciera* < лат. *pancia* – *живот*. Твёрдый покров тела у некоторых групп животных (черепах, панцирных рыб, броненосцев и ракообразных).

**Панцитопения.** От греч. *pan* – *весь, всё*, *kytos* – *клетка* и *penia* – *оскудение, бедность* (англ. *poverty*). Выраженное уменьшение количества эритроцитов, всех лейкоцитов и тромбоцитов в циркулирующей крови. Состояние крайнего угнетения костномозгового кроветворения в результате радиационного поражения костного мозга, действия цитостатиков и клеточных ядов (например, бензола), поражения костного мозга метастазами опухолей. Синоним – *пангемоцитопения*.

**Папаин.** Фермент млечного сока дынного дерева *Carica papaya* (папайи), откуда и получил своё название, образующийся в вакуолях млечников. Обладает неспецифическим протеолитическим действием на животные белки\*, а также трансамидазной, трансэстеразной, тиолазной и эстеразной активностями. Синоним – *папайотин*. Сок ананасов также способен к гидролизу белков (см. **Бромелин**).

\*Используют в клинической практике для лечения *протрузий* (грыж межпозвоночных дисков).

**Папиллиформный.** От лат. *papilla* – *сосочек* (англ. *mamelon*) и *forma* – *наружный вид*. Напоминающий формой сосочек, сосочковидный. Синоним – *мамиллярный* (англ. *mamillary*).

**Папилломавирусы.** От лат. *papilla* – *сосочек* и греч. *oma* – *опухоль*. Род ДНК-содержащих, безоболочечных вирусов семейства *Papovaviridae*, включая вирус папилломы и вирусы бородавок человека (HPV, ВПЧ) и животных (существуют не менее 100 типов). Обычно инфицируют чешуйчатые эпителиальные клетки кожи и индуцируют образование в них характерных вакуолей (см. **Койлоциты**). Некоторые из папилломавирусов

(типы 16 и 18) могут вызывать карциному шейки матки и полового члена\*. За канцерогенез отвечают два ранних вирусных гена – E6 и E7, кодирующих белки, инактивирующие два антионкогенных (супрессорных) белка клетки – *p53* и *pRb* соответственно\*\*. Различные типы вируса склонны инфицировать различные ткани, например, бородавки кожи вызывают ВПЧ-1 и ВПЧ-4, а остроконечные кондиломы (бородавки гениталий) – ВПЧ-6 и ВПЧ-11.

\*За исследование папилломавируса, вызывающего рак шейки матки, немецкий учёный Гаральд Цур Хаузен получил в 2008 г. Нобелевскую премию в номинации “Физиология и медицина”.

\*\*Пептид E7 вируса заходит в “карман” белка *pRb*, что конформационно приводит к освобождению транскрипционного фактора E2F и активации пролиферации эпителиальных клеток.

**Папилломы.** От лат. *papilla* – *сосочек* и *ома* – *вздутие, опухоль*. Клеточные разрастания особого рода, сохраняющиеся в течение длительного времени и обычно приостанавливающие свой рост. Другими словами *папилломы* – *доброкачественные опухоли* покровных тканей, выступающие над поверхностью в виде бородавок или сосочков. Бородавки у человека, крупного рогатого скота, лошадей, коз, собак, кроликов и других животных вызываются *папилломавирусами\**; некоторые из них инициируют также злокачественное перерождение клеток эпителия, например, шейки матки (см. **Папилломавирусы**). Заражение папилломой происходит при отрывании кусочков ткани бородавок, поэтому сами бородавки способствуют распространению вируса. Синоним – *вилломы*.

\*Например, вирус, поражающий американских зайцев, был открыт Шопом (бородавки, вызванные им, способны перерождаться в инвазивный рак).

**Папиллы.** От лат. *papilla* – *сосочек*. Органы осязания у нематод-аденофорей, располагающиеся по всему телу (чаще представлены в виде щетинок). Характерны как для свободно живущих форм, так и для паразитических, таких как мононхи, свайники, трихинеллы и власоглавы.

**Папиллярный.** От лат. *papilla* – *сосочек*. Сосочковый. Имеющий форму, похожую на сосочки, относящийся к сосочку.

**Папиллярные линии (узоры).** От лат. *papilla* – *сосочек*. Обуславливают свойственную каждому человеку неповторимую дактилоскопическую (от греч. *daktilos* – *палец* и *skoreo* – *смотрю*) картину отпечатков пальцев (пальцевые узоры). Развиваются ещё до рождения; сначала образуются складки на поверхности дермы, которые вызывают образование соответствующих валиков в лежащем над ними эпидермисе.

**Паповавирусы.** От первых слогов названий двух родов вирусов – главных представителей семейства *Papovaviridae*: *папиллома*, *полиома* и *вакуолизирующий* вирус (SV40\*). Обширная группа самых мелких ДНК-содержащих вирусов – за редким исключением факультативных онкопатогенов, вызывающих образование злокачественных опухолей или

доброкачественных папиллом (бородавок) у человека, крыс, лошадей, собак, рогатого скота и других животных (см. **Полиома вирус**). Вирионы паповавирусов лишены внешней оболочки, имеют диаметр от 45 до 55 нм и состоят из 72 капсомеров. Геном представлен одной кольцевой двухцепочечной молекулой ДНК с М.м.  $(3-5) \times 10^6$  Да, кодирующей от 5 до 7 структурных белков. Репликация и сборка частиц происходит в ядрах заражённых клеток, а освобождение путём разрушения клеток. Различные виды папилломавирусов (вирусов бородавок человека) отличаются антигенным составом.

\*Обезьяний вирус (*Simian virus 40*). Название *вакуолизирующий* вирус получил из-за того, что вызывает образование вакуолей в заражённых клетках в культуре. Впервые был обнаружен в партиях противопололиомиелитной вакцины!

**Папула.** От лат. *papula* – *прыщик, пупырышек, сосочек* (выпуклость). Элемент кожной сыпи, например, при папулёзном дерматите.

**Популяция.** От лат. *populatio* – *население*. Совокупность особей определённого вида, на протяжении большого числа поколений населяющих определённый ареал, внутри которого осуществляется панмиксия и которая отделена от соседних таких же совокупностей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции.

См. Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. Очерки учения о популяции. “Наука”, Москва, 1973.

**Парааминобензойная кислота.** Важный фактор роста (витамин) для многих микроорганизмов и, особенно для бактерий, населяющих кишечник животных и человека. Входит в состав фолиевой кислоты (“витамин в витамине”). Повышает общий тонус организма при гипертонической болезни, атеросклерозе и солнечных ожогах.

**Парабиоз.** От греч. *para* – *около* и *bios* – *жизнь*. 1. Хирургическое сращивание двух животных с экспериментальными целями (соединение сосудистых систем животных)\*, например, для изучения процессов компенсации при удалении эндокринной железы. 2. Слияние двух яйцеклеток или двух эмбрионов (соединение близнецов).

\*В 2017 г. с помощью парабиоза двух мышей, одна из которых была здоровой, а другая генномодифицированной, у которой в геном был встроен мутантный ген человека, приводящий к повышенному уровню синтеза бета-амилоидного белка – одного из важных маркёров болезни Альцгеймера, канадско-китайская группа учёных показали, что болезнь Альцгеймера может передаваться от животного к животному, подобно метастазирующим клеткам. У изначально здоровой мыши за 12 месяцев эксперимента возникла церебральная амилоидная ангиопатия, сопровождавшаяся микрокровоизлияниями и воспалительными процессами в мозгу, а также нейрональной дегенерацией. Этот факт заставил предположить, что начало болезни может быть связано не с головным мозгом, а зародиться где-то в соме (в периферических

тканях), пока не доберётся до головного мозга. Отсюда следует, что бета-амилоидные белки (или их фрагменты – амилоидные пептиды) могут циркулировать в крови и, проходя через гематоэнцефалический барьер головного мозга, постепенно приводить к образованию в нём амилоидных бляшек (см. **Болезнь Альцгеймера**).

**Парабронхи.** От греч. *para* – *около* и *bronchos* – *горло, трахея* (бронхи). 1. Бронхи третьего порядка, от которых отходят бронхиолы первого порядка (см. **Бронхиолы** и **Мезобронхи**). 2. Тонкие воздухоносные трубочки (бронхи), пронизывающие ткань лёгких у птиц.

**Паравентрикулярный.** От греч. *para* – *около* и *ventriculum* (*ventriculus*) – *брюшко* (в данном случае *желудочек*). Расположенный около мозгового желудочка, например, паравентрикулярное ядро гипоталамуса.

**Параганглии.** От греч. *para* – *около* и *ganglion* – *узел*. Небольшие округлые тельца, содержащие хромаффинные клетки. Расположены преимущественно в забрюшинном пространстве рядом с аортой, а также в почках, печени, гонадах и сердце (см. **Ганглий** и **Гломус**). Синоним – *глomусы*.

**Парадокс Пето\***. Биологический феномен, согласно которому отсутствует связь между размерами тела животного и вероятностью развития у него опухолей. Дело в том, что чем больше размеры тела (слон\*\*, носорог, кит), тем большее число клеток его составляет и, следовательно, тем большее число циклов деления проходят клетки-предшественники, и соответственно, тем выше вероятность возникновения в их геномах повреждений. (Вспомните, что размеры клеток у мыши и слона, согласно “*закону постоянного объёма*”, примерно одинаковые!) Поскольку каждая клетка с определённой вероятностью может переродиться, то напрашивается вывод: чем больше клеток, тем выше вероятность развития опухолей. А на практике это не совсем так!

\*Ричард Пето (Richard Peto) – британский эпидемиолог, в 70-е годы прошлого века обративший внимание на этот парадоксальный феномен (объяснения см. **Гены-супрессоры**).

\*\*В природных популяциях слонов опухоли встречаются у менее 5 % особей, тогда как у мышей эта цифра может быть в 10 и более раз выше. По разным данным в настоящее время от рака умирает от 10 до 30 % людей!

**Парадокс предотвращения (парадокс Роуза)\*.** Эпидемиологический популяционный феномен, согласно которому перемены образа жизни (в частности, смена характера питания), направленные на снижения риска какого-либо заболевания, при высокой эффективности в целом для популяции могут не приносить пользы конкретным людям. Поэтому, например, профилактика сердечно-сосудистых заболеваний может быть не всегда эффективной для некоторых людей. Точно также не бывает и лекарств, эффективных

для всех без исключения. Явление, связанное с генетическим полиморфизмом (см. **Полиморфизм генетический**).

\*Geoffrey Rouse. Sick individuals and sick populations. *International Journal of Epidemiology*. 1985, v. 14, p. 32–38.

**Парадокс Хилла.** Физиологический феномен, заключающийся в том, что, несмотря на различие пути, по которому проходит возбуждение к поверхностным и глуболежащим слоям мышечного волокна, сокращение миофибрилл волокна происходит практически одновременно. Решение парадокса – диффундирование активаторов ( $\text{Ca}^{2+}$ ) по системе Т-трубочек в мышцах, в результате чего внеклеточное пространство, как бы впячивается внутрь волокна.

**Паразит\*.** От греч. *parasitos* – *нахлебник\*\**, где *para* – *около* и *sitos* – *хлеб, питание*. Паразитировать – буквально, питаться (есть) с того же стола. Организм, использующий другой организм в качестве источника питания и (или) среды обитания. Слово *паразит* имеет два значения. Первое относится к простейшим и гельминтам, обитающим внутри организма-хозяина (эндопаразиты). Однако, есть ещё и эктопаразиты, обитающие на поверхности тела (клопы, клещи, насекомые). Бактерии, патогенные для организма человека и животных, также можно считать паразитами. Некоторые бактерии (микоплазмы, риккетсии и хламидии) являются *облигатными внутриклеточными паразитами*, поскольку они дефектны по определённым метаболическим процессам и могут размножаться только внутри клеток организма-хозяина. Другие инфекционные микроорганизмы принадлежат к *факультативным паразитам*, способным развиваться также вне клеток и даже во внешней среде. Многие паразиты вырабатывают *ксеноблаптоны* (см. **Ксеноблаптоны**). Паразиты обычно наносят вред хозяину. Паразиты – одни из самых интригующих и мало изученных существ. В теле человека живут более 20 видов, с которыми мы просуществовали миллионы лет. Избавление от них принесло нам новые болезни (различные формы аутоиммунных и аллергических заболеваний), поскольку иммунная система, сдерживаемая (подавляемая) паразитами, в частности, глистами, освободилась от “работы” и начала атаковать свой собственный организм. Поэтому, абсолютная чистота – это далеко не всегда хорошо. Наконец, к паразитам на генетическом уровне можно отнести и вирусы, особенно ретровирусы, инкорпорированные в геномы в виде эндогенных вирусов или ретротранспозонов.

\*Слово возникло в недрах зоологии как термин для обозначения различных групп организмов, обладающих *патогенным* влиянием на другие организмы (животных или растений), за счёт которых они существуют.

\*\*Согласно одной из версий происхождения слова паразит, древние греки рабовладельческого периода истории человечества были настолько сильно развращены, что даже очень бедные граждане не хотели работать, а стремились жить за счёт государства или богатых людей, предпочитая

быть нахлебниками – *паразитами*. Согласно другой версии, в период распространения христианства (I – II века н. э.) у первых христиан, из числа зажиточных, существовала традиция приглашать к себе на обед других членов христианской общины и, прежде всего, нуждающихся, бедных (изначально еврейские первохристиане практиковали не только коллективные трапезы, но и общность имущества, и имущественный *эгалитаризм* – равенство). Этим благотворительным обедам греки дали название “агапэ”, или “трапеза любви”. Количество приглашённых соответствовало вместимости столовой – триклиния (*triclinium*) – в частном доме. На такие совместные трапезы позволялось также приходиться и без приглашения и даже приводить своих друзей. Со временем такая практика стала обычаем, породившим породу прихлебателей, которых и стали называть *паразитами*. Поэтому, паразитировать – это в буквальном смысле есть с того же стола задарма.

**Паразитарная кастрация\***. От лат. *castratio* – *оскопление, удаление половых желёз*. Способность, вырабатываемых паразитами *ксеноблаптонов*, прямо или косвенно воздействовать на половые органы хозяев, подавляя их развитие или вызывая атрофию, или просто дистрофические изменения (см. **Ксеноблаптоны**).

\*Термин не совсем точный, поскольку обычно имеет место только временное ослабление или прекращение функционирования гонад, хотя в некоторых случаях наблюдается и полная их атрофия. Так самый маленький из паразитов северных морских десятиногих раков, корнеголовый рак *Triangulus tunidae*, который не превышает по размерам хозяйское яйцо, вызывает полную атрофию всего яичника “хозяина”.

**Паразитизм**. От греч. *parasitos* – *нахлебник*, где *para* – *около* и *sitos* – *хлеб, питание*. Существование организмов, при котором один живёт за счёт другого. С биологической точки зрения *паразитизм* в различных формах (экзопаразитизм, эндопаразитизм) представляет собой достаточно широко распространённое явление. Более мягкая форма паразитизма – *комменсализм* (сотрапезничество) – в некоторых случаях переходит в форму *симбиоза* (совместного существования, приносящего взаимную выгоду, например, мицелий грибов и корни деревьев) (см. **Клептопаразитизм, Комменсализм**).

**Паразитизм внутривидовой**. Явление, характерное, например, для глубоководных удильщиков подотряда *Ceratioidei*, живущих в условиях постоянной нехватки кормов. У этих групп рыб самцы, будучи намного меньше самок (карликовые самцы), прирастают ротовой полостью к телу самки и питаются её соками. Такие самцы всегда находятся, в буквальном смысле, “под рукой” самки в момент икротетания, что делает ненужным затруднённый в условиях разреженной популяции поиск особей противоположного пола.

**Паразитоиды**. От греч. *parasitos* – *нахлебник* и *eidos* – *сходство, внешний вид*. Организмы, в жизненном цикле которых только личинки ведут классический паразитический образ жизни, а взрослые особи

питаются соками растений, нектаром и пылью. К паразитоидам относятся насекомые, составляющие разнообразную группу перепончатокрылых, такие как осы и близкие их родственники наездники (например, род ос *Ampulex*, насчитывающий больше 130 видов), многие виды которых откладывают яйца в пауков, муравьёв, тараканов, ручейников и гусениц других животных (см. **Гиперпаразиты**). Они обладают зловещей способностью манипулировать поведением и “сознанием” своих жертв с помощью сложных по составу ядов, вводимых в тело жертвы, после чего и откладывают свои яйца. Жертвы при этом превращаются в своеобразные обездвиженные “живые консервы”, которыми и питаются личинки. Хрестоматийными примерами паразитоидов могут служить *трихограммы* (род *Trichogramma*) и изумрудные тараканьи осы из рода *Ampulex*. Сложный по составу яд последних содержит нейротоксины, дофамин, ГАМК, таурин и вета-аланин, модифицирующие работу тараканьих церебральной (“головных”) ганглиев, в результате чего изменяется поведение жертвы и она становится своеобразным “зомби”, полностью подчинённым осе.

**Паразитоценоз.** От греч. *parasitos* – *нахлебник* и *koinos* – *общий*. Совокупность паразитов, обитающих в данном организме.

**Паракарпный гинецей.** От греч. *para* – *около, при, возле* и *karpos* – *плод*. Гинецей, в котором имеется общая для всех плодолистиков полость. Характеризуется пристеночной (париетальной) плацентацией.

**Паракринный.** От греч. *para* – *около* и *krino* – *отделяю*. Относящийся к паракринному действию. Например, *паракринная регуляция* – выделение эндокринными клетками локально действующих субстанций (гормоноподобных веществ или факторов роста).

**Параллелизм.** Независимое развитие сходных признаков у разных видов организмов в процессе эволюции.

**Паралоги.** От греч. *para* – *около* и *logos* – *слово*. 1. Гомологичные гены одного и того же вида организмов (генома), эволюционирующие в разных направлениях. Другими словами, дублированные гены-гомологи, которые разошлись в ходе дивергенции и имеют различные функции. 2. Гены, обладающие сходством последовательности и функций, существующие в пределах одного вида организмов (см. **Ортологи**).

**Парамеции.** От лат. *paramesium* < греч. *paramekes* – *продолговатый, удлинённый*. Род пресноводных простейших – инфузорий-туфелек (голотрихий), клетки которых содержат два ядра – генеративное диплоидное (микронуклеус) и полиплоидное вегетативное (макронуклеус). Первое ядро делится митозом, второе – амитозом.

**Парамиксовирусы.** От греч. *para* – *около*, *myxa*\* – *слизь* и *virus*. Вирусы семейства *Paramyxoviridae*, морфологически сходные с вирусами гриппа, способные вызывать гемагглютинацию и гемабсорбцию, благодаря наличию поверхностного гликопротеина HN, а также слияние клеток при участии другого гликопротеина F. Семейство включает три рода: *Paramyxovirus* (возбудители эпидемического паротита (свинки)

и парагриппа 1–5 типов, а также вирус ньюкаслской болезни)\*\*\*, *Morbillivirus* (морбилливирусы – вирусы кори и подобные вирусу кори, вызывающие персистентные инфекции и не содержащие нейраминидазу) и *Pneumovirus* (респираторно-синтициальные вирусы). Парамиксовирусы входят в группу миксовирусов (см. **Миксовирусы**). Вирионы имеют плейоморфную оболочку, содержащую фосфолипид, с поверхностными выступами, внутри которой находится спиральный нуклеокапсид диаметром от 12 до 17 нм. Геном состоит из одной одноцепочечной (в отличие от вирусов гриппа) негативной (иногда и в виде плюс-цепи) молекулы РНК с М.м.  $(5-8) \times 10^6$  Да, кодирующей от 5 до 7 главных вирусных белков, включая ферменты *транскриптазу* и *нейраминидазу*. Репликация вирусов происходит в цитоплазме, а отделение вирусных частиц путём отпочковывания с захватом участков плазматической мембраны клетки-хозяина.

\*Слово “миксо” отражает способность вирионов взаимодействовать с поверхностными *муцинами* клеток-мишеней (см. **Муцины**).

\*\*Сюда же относится и гемагглютинирующий фузогенный вирус мышей, получивший название Сендай (см. **Сендай вирус**).

**Парамил.** От греч. *para* – *около* и *amilum* – *крахмал* (*paramylum*). Запасные углеводы у эвгленовых водорослей.

**Паранекроз.** От греч. *para* – *около* и *nekros* – *мёртвый*. Совокупность обратимых патологических изменений в клетках, вызываемых сильными внешними раздражителями.

**Паранемический участок ДНК.** От греч. *para* – *около* и *nema* – *нить*. Участок ДНК, на котором комплементарные цепи не образуют двойную спираль (см. **Плектонемический участок ДНК**).

**Парантропы.** От греч. *para* – *около* и *anthropos* – *человек*. Массивные австралопитеки – тупиковая ветвь на эволюционном древе гоминид, жившие одновременно с другими представителями гоминид (грацильными, или изящными австралопитеками, такими как восточноафриканские *A. garhi* и южноафриканские *A. sediba*) и, скорее всего, с древними представителями рода *Homo*. Известны три рода парантропов: *Paranthropus aethiopicus* из Восточной Африки (2,6–2,3 млн. лет назад), *P. Boisei* (зинжантроп, 2,3–1,2 млн.) и *P. robustus* из Южной Африки (1,9–1,2 млн. лет назад). Считается, что парантропы, как и первые люди произошли от грацильных австралопитеков.

**Парануклеарный.** От греч. *para* – *около* и лат. *nucleus* – *ядро*. Околоядерный. То, что вне ядра, но рядом с ним.

**Парануклеус.** От греч. *para* – *около* и лат. *nucleus* – *ядро*. Дополнительное ядро или скопления хроматина около ядра. Синоним – *акцессорное ядро*.

**Параоксоназа.** От греч. *para* – *около*, *oxys* – *кислый* и “аза” – *фермент*. Фермент с антиоксидантными свойствами. Уровень *параоксоназы* в крови курильщиков значительно ниже, чем у некурящих людей.

**Параплегия (параплексия).** От греч. пара – *около* и плеге – *поражение, удар*. Паралич или парез обеих нижних конечностей и нижней части туловища.

**Параплексический.** От греч. пара – *около* и плеге – *поражение, удар*. Страдающий частичным параличом.

**Параплектенхима.** От греч. пара – *около*, лат. (англ.) plexus – *плетение* и греч. enchyma – *наполняющее, налитое* (буквально, плетёная ткань). Переплетения грибных гиф корового слоя лишайников, образующие структурные ансамбли, характеризующиеся внешним подобием *паренхиматозной* ткани. Синоним – *псевдопаренхима*.

**Параподии.** От греч. пара – *около* и podos – *нога*. Вёслообразные придатки (точнее, разнообразные по форме боковые выросты тела), несущие жёсткие опорные щетинки и отходящие от каждого сегмента тела у щетинковых червей – орган передвижения и газообмена. У многощетинковых червей, обитающих в воде, через параподии, внутри которых заходят кровеносные сосуды, в значительной мере осуществляется газообмен. Параподии (их спинные усики) могут также превращаться в жабры.

**Парапраксия.** От греч. пара – *около* и praxis – *буквально, “делание”*. Нарушения в выполнении целенаправленных актов (ошибочные движения).

**Парапротеины.** От греч. пара – *около* и протеины – *белки*. Одно из названий иммуноглобулинов (используется в физиологии крови). Парапротеины образуются в избытке при некоторых патологических состояниях. Присутствие в крови парапротеинов повышает СОЭ (см. *Агломерины*).

**Парапроктит.** От греч. пара – *около*, proktos – *задний проход* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Гнойное воспаление жировой клетчатки вокруг заднего прохода.

**Парасексуальный процесс.** От греч. пара – *около* и sex – *пол*. Процесс, при котором происходит: 1. Слияние вегетативных клеток. 2. Рекомбинация в вегетативных клетках. 3. Перенос части генома в вегетативные клетки.

**Парасинапсис.** От греч. пара – *около* и synapsis – *связь*. Процесс конъюгации хромосом в профазе первого деления. Синоним – *парасиндез*.

**Парасиндез.** От греч. пара – *около* и syndesmos – *связка*. Процесс конъюгации хромосом в профазе первого деления мейоза.

**Параспадия.** От греч. пара – *около* и spado – *кастрат, скопец*. Врождённый дефект мочеиспускательного канала (боковой свищ).

**Параспоры.** От греч. пара – *около* и spora – *семя*. Кристаллические образования, обнаруженные в клетках некоторых бацилл (например, *Bacillus thuringiensis*)\*, содержащие ядовитые пептидные токсины. Бациллы, как известно, образуют также и истинные споры. Эти спорообразующие бактерии используются в качестве живых

инсектицидов (известен препарат “Турицид”) для борьбы с личинками вредителей в сельском хозяйстве.

\*Название бактерии происходит от названия исторической области (Земля Тюрингия) в Саксонии (Германия), где в 20-х годах XX века немецкий микробиолог Берлинер открыл эту бактерию.

**Парастернальный.** От греч. *para* – около и *sternum* – *стернит* (в анатомии *грудная кость, грудина*). В энтомологии – *окологрудинный* (расположенный около стернита).

**Паратгормон (ПТГ)\*.** От названия паращитовидных желёз (*glandulae parathyreoidea*). Пептидный гормон (84 аминокислотных остатков\*\*, М.м. 9,5 kDa) паращитовидных желёз, участвующий в минеральном (фосфорно-кальциевом) гомеостазе\*\*\*. Концентрация гормона в крови здоровых людей непостоянна и хаотически изменяется. Напротив, при остеопорозе сохраняется её стабильность (см. **Остеопороз**). Гормон повышает реабсорбцию кальция почками и всасывание кальция в кишечнике, через стимуляцию образования *кальцитриола*. В случае недостаточности кальция в пище, повышает уровень кальция в крови через стимуляцию активности *остеокластов* (что приводит к деминерализации костей) и подавление активности *остеобластов* и *остеоцитов*. Кальций, поступающий в кровь, под влиянием паратгормона в норме вымывается из старых, но не из растущих костей. При гиперфункции паращитовидных желёз (*гиперпаратиреозидизм*) происходит резорбция и деминерализация костной ткани. При гиперпаратиреозидизме развивается *нефрокалькулёз* и *кальцифилаксис* (отложение кальция в почках – кальциевые камни – и в меньшей степени в сердце, сосудах и пищевом тракте). Синонимы – *паратиреозидный гормон, паратирин, паратиреокрин* (см. **Паратирин**).

\*Впервые выделен в 1924 г., а в 1925 г. установлена его роль в регуляции фосфорно-кальциевого обмена и поддержании постоянного уровня этих химических элементов в крови. В процессе эволюции гормон впервые появляется у животных, адаптировавшихся к наземному существованию, т. е. постоянно подвергающихся воздействию гравитации (см. **Остеопороз**).

\*\*Образуется из препроПТГ, содержащего на N-конце сигнальный (лидерный) пептид, состоящий из 25 аминокислотных остатков и дополнительный гексапептид. Последний отщепляется в аппарате Гольджи перед поступлением гормона в секреторные везикулы.

\*\*\*Содержание кальция в крови в норме 10–11 мг %.

**Паратечий (parathecium).** От греч. *para* – *возле, при, около* и *thekion* – *кладовая*. Слой гифов вокруг апотеция (см. **Апотеций**).

**Паратирин.** От лат. названия паращитовидных желёз *glandulae parathyreoidea*. Синоним – *паратгормон* (см. **Паратгормон (ПТГ)**).

**Парафизы.** От греч. *para* – *около* и *phusa* – *вздутие* (*physis* – *образование*). 1. В энтомологии – хитинизированные утолщения. 2. В ботанике – многоклеточные неспорозисные выросты или отдельные клетки у некоторых мхов, папоротников и водорослей, предохраняющие

спороносные органы от высыхания. У низших грибов парафизы – стерильные гифы, предохраняющие половые органы от повреждений и высыхания. В апотециях сумчатых лишайников верхние концы парафиз имеют булавовидные утолщения и, смыкаясь над сумками, образуют защитный слой – *эпитеций*. У папоротников парафизы представляют собой специализированные волоски необычной формы и выглядят как пузырчатые структуры, защищающие сорусы от неблагоприятных условий внешней среды (см. **Сорусы**).

**Парацельс\***. Знаменитый немецкий врач и химик, естествоиспытатель, создатель ятрохимии и ниспровергатель идей древней медицины, светлый ум эпохи Возрождения, которого называли “Лютером медицины”. Отвергая древнюю медицину, включавшую снадобья, приготовленные из трав, продвигал в качестве лекарственных средств ртуть, свинец, серу и железо. Символически сжёг на площади в Базеле труды Галена и Авиценны. Знаменитый принцип Парацельса гласит: “*Восстанови кровообращение – всё остальное восстановится само*”. Широко известно также и другое высказывание Парацельса: “*Только доза делает лекарство ядом, а яд - лекарством*” (см. также **Гомункулус**).

\*Настоящее имя Парацельса – Филипп Ауреол Теофраст Бомбаст фон Гогенгейм (1493–1541).

**Парвальбумин**. Кальций-связывающий белок (см. **Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК, ГАВА)**).

**Парвовирусы**. От лат. *parvus* – *маленький, небольшой* (*parvum* – *мелочь, parvulum* – *крохотный*) и *virus*. Семейство ДНК-содержащих безоболочечных вирусов *Parvoviridae*, имеющих очень малые размеры (от 18 до 26 нм) (мельчайшие из известных вирусов). Вирусные частицы состоят из 32 капсомеров, а геном представлен одной молекулой одноцепочечной ДНК с М.м.  $(1,5-2) \times 10^6$  Да, кодирующей три главных полипептида. Репликация и сборка вирусных частиц происходит в ядре клетки-хозяина (главным образом, в эритроблестах и эндотелиальных клетках, вызывая инфекционную эритему\*). Почти не содержат патогенных для человека видов. Типичные представители – парвовирус В19, вирус панлейкопении кошек, парвовирус собак, вирус Н-1 мышей, вирус крыс Килхэм.

\*В результате вызывает синдром “следа пощёчины” (эритемы в виде сыпи)\*\*, а также тяжёлую апластическую анемию у лиц с наследственной предрасположенностью к анемии (серповидно-клеточная анемия).

\*\*У детей её называют также “*пятой болезнью*”, поскольку четыре других заболевания, таких как ветрянка, корь, краснуха и скарлатина также сопровождаются макулопапулярной сыпью.

**Парацентез**. От греч. *parakentesis* – *прокалывание стенки* (прокол с боку). Введение в полость троакара или иглы с целью удаления жидкости.

**Парез**. От греч. *paresis* – *ослабление*. Ослабление произвольных движений (функций), частичный (неполный) паралич.

**Парентеральный.** От греч. *para* – *около, возле* и *enteron* – *кишка*. Путь, способ введения в организм веществ (лекарств), минуя желудочно-кишечный тракт. Например, внутривенное вливание (см. **Пероральный**).

**Паренхима.** От греч. *parenchyma* – *налитое рядом* (наполненное) (англ. *something poured in beside*). 1. В гистологии (анатомии) – специфическая ткань какого-либо внутреннего органа (например, паренхима печени, эндокринной железы), поддерживаемая соединительнотканной стромой и выполняющая его основную функцию. Паренхима противопоставляется опорному (соединительнотканному) остову органа. 2. В ботанике – группа сравнительно мало специализированных растительных тканей, заполняющих тела растений между проводящими и механическими тканями (как правило, состоит из однообразных по форме клеток). Различают ассимиляционную (служащую для фотосинтеза *хлоренхиму*) и запасную паренхиму.

**Паренхима палисадная.** От греч. *para* – *около, возле*, *enchyma* – *наполняющее, налитое* и фр. *palissade* – *столбчатый* < *palissa* – *частокол* < лат. *palus* – *кол*. Разновидность ассимиляционной паренхимы листа, состоящей из тонкостенных палисадных клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности листовой пластинки. Синоним – *палисадная ткань*.

**Паренхиматозный.** От греч. *para* – *около, возле*, *enchyma* – *влитое, налитое* и *-osis* – *состояние*. Состоящий из паренхимы – массивный внутренний орган, не имеющий внутренних полостей (например, селезёнка или печень). Селезёнка к тому же не имеет эндотелиальной выстилки, что ставит под вопрос пресловутую “замкнутость” системы кровообращения (это недоразумение давно растиражировано в учебниках!). Увы, вся система кровообращения ограничена только кожей. Наше тело – сосуд, наполненный до краёв, и где не сделай дырочку – везде вытекает.

**Паренхимула.** От греч. *para* – *около, возле* и *enchyma* – *наполняющее, налитое*. Двухслойная пелагическая личинка многих губок и кишечнополостных (низших *Metazoa*). Обладает радиальной симметрией и обеспечивает их расселение. В процессе развития паренхимула у кишечнополостных переходит в стадию *планулы*, а у губок оседает на дно и превращается во взрослую особь (см. **Планула**).

**Парестезия.** От греч. *para* – *около, возле* и *aistesis* – *ощущение*. Ощущения, не обусловленные внешними воздействиями (покалывания, жжения, ползания мурашек, онемения и т. п.).

**Париетальный.** От лат. *parietal* – *пристеночный* (*paries* – *стена*). 1. Относящийся к стенке полости, например, париетальные клетки желудка, выделяющие почти чистую соляную кислоту (см. **Протоновый насос**). 2. В анатомии – *теменной*.

**Паркин.** От названия болезни Паркинсона. Белок, участвующий в патогенезе болезни Паркинсона (см. **Синуклеин**).

**Пародонтоз (парадонтоз).** От греч. *para* – *возле, около, при* и *odontos* – *зуб*. Прогрессирующая потеря костного вещества альвеолярной (луночной) тканью (атрофия), часто сопровождающаяся гнойным воспалением дёсен. Пародонтоз приводит к расшатыванию и потере зубов.

**Паройкия.** От греч. *paroikia* – *пребывание на чужбине*. Разновидность симбиоза, между видом, не обладающим средствами защиты, и видом, имеющим средства защиты и получающим от таких взаимоотношений иную выгоду, например, остатки пищи, как это происходит при *паройкии* актиний и креветок, находящих защиту между ядовитыми щупальцами.

**Паротит.** От греч. *para* – *возле, около, при*, *otos* – *ухо* и суффикса “ит”, указывающего на процесс воспаления. Воспаление околоушной слюнной железы. В просторечии – “свинка” (см. **Тропизмы, Транслокация хромосомная**).

**Партеногенез.** От греч. *parthenogenesis*, где *parthenos* – *девственница* и *genesis* – *происхождение, рождение*. Форма размножения, при котором яйцеклетка развивается в эмбрион без оплодотворения. Другими словами, *девственное однополое размножение*, или *моногенез* (образно, “непорочное зачатие”). Различают партеногенез *облигатный* (константный), при котором яйца способны только к партеногенетическому развитию, и *факультативный*, когда яйца могут развиваться также и в результате оплодотворения. Различают также *диплоидный партеногенез*, при котором отсутствует мейоз и развитие начинается с диплоидных ооцитов 1-го, или 2-го порядка. Партеногенез характерен, например, для американских ящериц семейства тейид (*Teiidae*), у которых нет самцов и их потомство можно рассматривать как генетически однородный клон. Из растений партеногенез обнаружен у одуванчика и манжетки. *Гаплоидный партеногенез*, когда развитие начинается с нормальной гаплоидной яйцеклетки, обнаружен у табака и дурмана. Партеногенез свойственен также некоторым беспозвоночным организмам, например, дафниям, у которых в благоприятных условиях летом в непересыхающих мелких водоёмах присутствуют только партеногенетические самки. Партеногенез присущ также тлям, коловраткам, тутовому шелкопряду, стрекозам, а также общественным насекомым (пчёлам и муравьям)\*, обеспечивающим воспроизводство гаплоидных самцов. Из позвоночных животных партеногенез обнаружен не только у ящериц тейид, но и у скальных ящериц *Dareuskiia rostombekowi*, обитающих у озера Севан\*\*. Партеногенез – норма для вида змеи под названием *браминский слепун* (*Ramphotylops braminus*), представленного только самками. Это так называемый *константный партеногенез*, характерный для бессамцовых форм. Наконец, он характерен также и для комодских варанов, у которых половинный набор материнских хромосом удваивается путём механизма *дополнения* за счёт ДНК полярного тельца – *полоцита*, который и выступает в роли сперматозоида. Полное исключение для партеногенеза составляют только

млекопитающие. Запрет на однополое воспроизводство потомства возник при отделении эволюционной ветви млекопитающих от пресмыкающихся возможно ещё в триасе около 200 млн. лет назад и связан с явлением, получившим название *половой импринтинг*, который, в свою очередь, связан с эпигенетическими механизмами передачи генетической информации (см. **Импринтинг генов (половой)**). У некоторых животных возможен также искусственный партеногенез, когда нормальную яйцеклетку стимулируют к делению с помощью химических соединений, повышением температуры, уколом или механическим раздражением (например, встряхиванием). При этом образуется псевдоэмбрион – *партенот*. Экспериментальный партеногенез, в виде “непорочного зачатия”, возможен и у человека с целью получения ранних эмбрионов, которые могут быть альтернативным источником стволовых клеток, генетически идентичных клеткам женщины донора яйцеклетки (см. **Амфитокаия, Аррентокия, Партенот, Педогенез, Гиногенез, Андрогенез, Апогамия**). Синоним (англ.) – *virginal reproduction*.

\*У равнокрылых (*Zygoptera*) и некоторых других представителей *Paraneoptera* (например, у сенокосов) партеногенез происходит в диплоидном состоянии, поскольку у них выпадает второе деление созревания, т. е. выделяется только одно полярное тельце, что сохраняет диплоидность. Для восстановления диплоидности гаплоидное яйцо сливается с одним из полярных телец, как, например, у рачка *артемии*, или хромосомы удваиваются без последующего деления ядра, или же после первого деления оба ядра снова сливаются. Единственное и редчайшее исключение в животном мире, когда зрелый организм развивается из неоплодотворённого яйца, содержащего *гаплоидный набор* хромосом, это развитие самцов у некоторых перепончатокрылых, например, развитие трутней у пчёл.

\*\*Ящерицы названы в честь советских зоологов – Ильи Даревского и Валериана Ростомбекова. В Институте биологии гена РАН в 2017 г. было установлено, что они возникли в результате межвидовой гибридизации двуполых видов *D. raddei* и *D. portschinskii*. Среди позвоночных животных партеногенез явление очень редкое, и оно характерно исключительно только для некоторых видов рептилий.

**Партенокарпия.** От греч. *parthenos* – *девственница*, *karpos* – *плод* и *-ia* – *условия*. Образование плода без оплодотворения и последующего развития семян (образование бессемянных плодов). Различают *вегетативную* и *стимулятивную* партенокарпию. Многие партенокарпические плоды (бессемянные сорта груши, винограда, инжира, мандарина, хурмы) имеют повышенную потребительскую ценность.

**Партенокарпия вегетативная.** Партенокарпия, при которой для формирования плода никакого значения не имеет процесс оплодотворения.

**Партенокарпия стимулятивная.** Партенокарпия, при которой для развития плода необходимо стимулирующее воздействие на рыльце

пестика (пыльцой близкородственных видов, химическими стимуляторами или электрическим током).

**Партенот.** От греч. *parthenos* – *девственница*. Псевдоэмбрион, получаемый при искусственной химической стимуляции развития неоплодотворённой яйцеклетки. В опытах на животных из *партенот* получают эмбриональные стволовые клетки (ES-клетки, ЭС-клетки), способные к нормальной дифференцировке в культуре. В отличие от обычных клеток, в которых присутствуют хромосомы обоих родителей, партеноты содержат удвоенный набор хромосом исходной яйцеклетки. Имея только одного родителя, партенот несёт половину возможных антигенов, и потому стволовые клетки, полученные из партенота, вызывают меньшую реакцию со стороны иммунной системы при имплантации реципиенту.

**Партикулярный.** От лат. *particularis* – *частичный* < *particula* – *частичка*. Отдельный, обособленный.

**Партикуляция.** От лат. *particula* – *частичка, кусочек* и *-ia* – *условия*. Состояние, при котором у растительной особи обособливаются отдельные морфологические структуры (части), способные при отделении к самостоятельному развитию и существованию. Полная партикуляция характерна для растений, способных к вегетативному размножению. Например, многим видам полыни (*Artemisia*) свойственна партикуляция.

**Парциальное давление.** От лат. *partialis* – *частичный, отдельный* < *pars* (*partis*) – *часть*. Давление газа в смеси свободных газов, которое приходится на долю данного газа от давления, оказываемого всей смесью газов. Для растворённых в жидкости газов используется термин “напряжение газов”, который эквивалентен термину “парциальное давление”.

**Парша.** Сыпь, которая сходит и нарастает струпьями (перхотью) (см. **Флаvus**). Синонимы – *парх, шелуду\**

\*Прилагательное – *шелудивый*.

**Пастозность.** От итал. *pastoso* – *тестообразный* < *pasta* – *тесто*. Отёчность лица, а также отёчность кожи и подкожной клетчатки других частей тела. При надавливании пальцем на пастозной коже остаётся след вдавливания.

**Пассаж.** От фр. *passage* – *проход, переход*. 1. Продвижение содержимого кишечника. 2. В микробиологии, метод последовательного переноса (пересева) культуры микроорганизмов. С помощью многократных переносов вирулентных форм микроорганизмов (в частности, палочки сибирской язвы и вируса бешенства) Луи Пастер открыл явление ослабления (аттенуации) вирулентности, что легло в основу методов получения “живых вакцин”. 3. В технике клеточных культур, пересев культуры на новую питательную среду.

**Пататин.** От англ. *potato* – *картофель* и греч. *protein* – *белок*. Белок, обеспечивающий устойчивость к фитофторе растений семейства

пасленовых. Ген пататина используется для получения устойчивых сортов генномодифицированного картофеля (ГМ-картофеля).

**Пателлярный.** От лат. *patella* – *коленная чашечка* (анат.). Относящийся к коленной чашечке (колену), например, *пателлярный спинальный рефлекс*.

**Патергия.** От греч. *pathos* – *болезнь, страдание* и *ergon* – *работа*. Общее наименование реакций любого типа при изменённой чувствительности организма.

**Патогенез.** От греч. *pathos* – *болезнь, страдание* и *genesis* – *происхождение*. Механизмы возникновения и развития конкретной болезни, а также раздел патологии, изучающий общие закономерности развития болезней.

**Патогены.** От греч. *pathos* – *болезнь, страдание* и *genan* – *порождать (рождающие болезни)*. Любой микроорганизм (простейшие, бактерии, грибки, вирусы), или какая-либо другая субстанция, вызывающие повреждения организма и болезнь. Микробиологические патогены характеризуются *вирулентностью* и *инфицирующей дозой*, которая зависит от *факторов вирулентности* (см. **Вирулентность, Факторы вирулентности, Факторы риска**). К сожалению, некоторые патогены можно уловить только в момент заражения ими организма. При ослабленном иммунитете и “дружественные” (симбиотические) микроорганизмы становятся патогенами и могут вызывать *оппортунистические заболевания* (см. **Оппортунистические заболевания (инфекции)**). Синоним – *возбудители заболевания*. Интересно отметить, что большинство патогенов со временем становятся менее вирулентными для организмов, которые они поражают. Примером может послужить ВИЧ.

**Патогенный.** От греч. *pathos* – *болезнь, страдание* и *genan* – *порождать*. Болезнетворный. Например, патогенные микроорганизмы – микроорганизмы, вызывающие у человека и животных инфекционные заболевания.

**Патология.** От греч. *pathos* – *болезнь, страдание* и *logos* – *учение (слово, понятие)*. Широкое понятие, включающее в себя ряд научных дисциплин и узких специальностей, занимающихся в целом изучением фундаментальных причин возникновения заболеваний, а также структурных и функциональных изменений в организме, органах, тканях и клетках, вызванных заболеваниями. Так *клиническая патология* исследует структурные, биохимические, функциональные, микробиологические, иммунологические и т. д. аспекты развития и течения заболеваний. *Патологическая анатомия* – занимается морфологическими и цитологическими (микроскопическими) исследованиями состояния органов и тканей при заболеваниях, необходимыми для диагностики и лечения. *Сравнительная патология* изучает степень родства и схожести заболеваний человека и животных, облегчая понимание трудно исследуемых заболеваний человека. Патология – это естественная модель отклонений в биологических

процессах. Однако следует помнить, что иногда то, что рассматривается как патология, на самом деле, является вариантом развития, а не болезнью.

**Патрилокальность.** От лат. *pater* – *отец* и *localis* – *местный* < *locus* – *место*. Явление, при котором самцы остаются в родном племени, а подросшие самки уходят в чужие семьи, что приводит к острой конкуренции у самок и, возможно, формирует сложные половые взаимоотношения. Патрилокальны, например, большие шимпанзе и бонобо. Противоположное явление (матрилокальность) наблюдается у львов, когда молодые самки остаются в прайде (с матерью, тётками и сёстрами), а созревшие самцы изгоняются.

**Паттерн.** От англ. *pattern* – *образец, шаблон (структура)*.  
1. В биологических контекстах термин *паттерн* обычно понимается как “подробная картина”, перечень описания чего-либо. Например, *паттерны* экспрессии генов – буквально, полные образцы и стили активности генов. 2. В электрофизиологии и нейробиологии существует термин *паттерн разряда*, отражающий частоту и картину потенциалов действия.

**Паутинные клещи (Tetranychidae).** Растительные клещи отряда акариформных (где греч. *akarí* – *клещ*). Длина тела от 0,3 до 1 мм. Многие паутинные клещи, например, *Tetranychus telarius* являются полифагами и поражают сотни и тысячи видов растений (плодовые, цитрусовые, бахчевые и огородные культуры, в том числе тепличные овощные культуры). Хелицеры формируют длинный колющий орган, служащий для прокалывания растений и высасывания соков. У основания сросшихся педипалпов расположены паутинные железы, вырабатывающие паутину, отличающуюся по составу и строению от паутины пауков, и служащую клещам для защиты и распространения с потоками воздуха. Отличительной особенностью паутинных клещей является их высокая устойчивость к пестицидам и акарицидам.

В 2011 г. расшифрован первый геном паутинного клеща *Tetranychus urticae*. В результате были выявлены несколько уникальных генов, неизвестных у других членистоногих. По-видимому, эти гены обеспечивают повышенную резистентность паутинных клещей к ядохимикатам и их уникальную всеядность. Среди новых генов есть и гены, ответственные за синтез особо прочного и эластичного паутинного шёлка\*, который представляет особый интерес для материаловедов.

\*Нить паутинного шёлка с поперечным сечением 1 мм<sup>2</sup> выдерживает груз 100 кг.

**Пахидермы.** От греч. *pachys* – *толстый* и *derma* – *кожа*. Толстокожие животные, например, гиппопотамы, носороги и слоны.

**Пахинема.** От греч. *pachynema* – *толстая нить*, где *pachys* (*pachyteros*) – *толстый* и *nema* – *пряжа, двойная нить*. Третья стадия первой профазы мейоза, на которой хромосомные нити утолщаются за счёт их полной конъюгации. При этом число толстых (пахинемных) хромосом равно гаплоидному числу (1n), но они состоят из двух гомологов, каждый

из которых содержит по две сестринские хроматиды. Синоним – *пахитена* (см. **Пахитена**).

**Пахименинкс.** От греч. *pachys* (*pachyteros*) – *толстый* (твёрдый) и *meninx* (*meningos*) – *оболочка*. Твёрдая мозговая оболочка (лат. *dura mater*).

**Пахиподы.** От греч. *pachys* (*pachyteros*) – *толстый* и *podos* (*pus*) – *нога*. Толстоногие животные, например, слоны.

**Пахитена.** От греч. *pachytene* – *толстая нить* (*pachyteros* – *толстый* и *tene* (*tenia*) – *нить*). Стадия толстых нитей в профазе мейоза I, в процессе которой завершается конъюгация хромосом (гомологов) и происходит *кроссинговер* – взаимный обмен идентичными участками хромосом (сегментами ДНК). На стадии пахитены из хромосом исчезает белок Альбертса\*, а также ему подобные белки, предотвращающие нарушение процесса нормального спаривания и последующей рекомбинации гомологов. (Эти белки обеспечивают прохождение пахитенной “контрольной точки” (*the pachytene chekpoint*.) Синоним – *пахинема* (см. **Пахинема**).

\*Обнаружен впервые у фага Т4. Осуществляет стабилизацию одиночных полинуклеотидных цепочек ДНК (см. **Мейоз**).

**Пахитенная “контрольная точка”.** Контрольный механизм, предотвращающий ошибки спаривания и рекомбинации гомологичных хромосом на стадии пахитены в мейозе. Осуществляется с помощью специальных белков, характерных для этой стадии мейоза и отвечающих за порядок протекания событий клеточного цикла (см. **Пахитена**).

**Пебрина.** От прованс. *pebrino* < лат. *pipere* – *перец*. Заразное заболевание тутового шелкопряда (*нозематоз*), при котором больные гусеницы покрываются чёрными пятнышками и кажутся как бы посыпанными перцем, откуда и произошло название болезни.

**Педерин.** Токсичный амнион, содержащийся в гемолимфе у жуков рода *Raederus* из семейства *Staphylinidae*. При попадании на слизистые оболочки млекопитающих *педерин* вызывает сильное раздражение. Способен подавлять пролиферацию клеток при низких концентрациях (1,5 нг/мл) (см. **Амнионы**).

**Педигри.** От англ. *pedigree* < старофранц. *pie du grue* – *нога журавля* (англ. *foot of the crane*). Родословная. Схема с условными изображениями предков и связей между ними. Используется в медицинской генетике для выявления характера наследования менделирующих признаков (см. **Генеалогия**).

**Педипальпы.** От лат. *pes* (*pedis*) < греч. *podos* (*pus*) – *нога* и *palpus* – *щупальце*. Ногощупальца. Вторая пара членистых ротовых конечностей головогруди у хелицерных (членистоногих класса паукообразных).

**Педицеллярии.** От лат. *pediculus* – *ножка, стебелёк*. Буквально, имеющие ножку или стебелёк. Скелетные образования (придатки скелета) у иглокожих (морских ежей и некоторых морских звёзд) в форме шипиков,

сидящих на гибких стебельках. Служат для защиты от хищников. Некоторые оснащены ядовитыми железами.

**Педогенез\***. От греч. paedogenesis – партеногенетическое размножение личинок, где paidos (pais) – дитя и genesis – происхождение, рождение. Форма партеногенеза, при которой личинки приобретают способность к размножению. При этом в теле личинки развиваются неоплодотворённые яйцеклетки, дающие начало новому поколению. Педогенез встречается у некоторых беспозвоночных (у ряда насекомых – равнокрылых, двукрылых из семейства галлиц, веерокрылых, тлей, жуков\*\* и клопов, а также у морских рачков). Например, у тлей (*Macrosiphum*) яичник нимфы последнего возраста содержит несколько десятков овулирующих яиц.

\*Педогенез был открыт у двукрылых насекомых (галлиц) в 1862 г. русским зоологом и писателем Н. П. Вагнером (1829–1907), а термин “педогенез” был предложен в 1865 г. русским эмбриологом – основателем эмбриогенеза К. М. Бэрром (1792–1876).

\*\*Например, у жука *Micromalthus* размножаются только личинки.

**Педоморфизм**. От греч. paedomorphism < paidos (pais) – дитя и morphe – форма. Сохранение у взрослого организма личиночных признаков.

**Педоморфоз**. От греч. paidos (pais) – дитя, morphe – форма и -osis – состояние. Полная утрата взрослой стадии в укороченном онтогенезе организма, в результате чего дефинитивной стадией в развитии становится последняя личиночная стадия. Педоморфоз характерен только для тех видов организмов, личинки которых способны к размножению на основе неотении или педогенеза. Примерами педоморфных организмов могут служить хвостатые амфибии – протеи и сирены, а из других групп – аппендикулярии.

**Педункула**. От лат. pedunculus (pes) – ножка (англ. a foot). Стеблевидная анатомическая структура.

**Пейеровы бляшки\***. Фолликулярная лимфатическая ткань оболочки тонкой кишки. Место образования лимфоцитов, наряду с миндалинами, тимусом, аппендиксом и селезёнкой. Аналог фабрициевой сумки у птиц. Содержат специализированные лимфоциты, к которым при участии М-клеток доставляются чужеродные белки, обладающие антигенными свойствами. Часть иммунной системы организма, образующая первичный защитный барьер на пути патогенов в кишечнике (см. **М-клетки**).

\*По имени швейцарского анатома Пейера (Peyer J. K., 1653–1712).

**Пейсмейкер (пейсмейкер)\***. От англ. pace-maker – задающий шаг (“колебатель”), лидер. 1. В биологии – любой ритмический центр, определяющий ритм активности. Представляет собой специализированные клетки, способные генерировать колебания, которые вовлекают другие клетки в биологические ритмы. Простейший пейсмейкерный механизм присущ гидрам и регулирует периодические сокращения тела в зависимости от уровня освещённости (см. **Ропалии**). 2. В физиологии

термином *пейсмейкер* обозначают физиологическую структуру сердца, представленную малодифференцированными мышечными клетками, в которую, кроме кардиомиоцитов входят, так называемые интрамуральные (т. е. *внутристеночные, замурованные*) нейроны метасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Однако, несмотря на присутствие в сердце нервных клеток, возбуждение в сердечной мышце имеет миогенное происхождение (т.е. возникает в самих кардиомиоцитах), а не в нервных клетках. Нервная система только изменяет ритм сердца (учащает или замедляет), но не обуславливает его. Эту структуру также образно называют “водитель ритма сердца”, или “ритмоводитель”. Перистальтика и сегментация тонкого отдела кишечника также обусловлены передачей возбуждения вдоль нервной цепочки ритмоводителей. Наконец, ритм дыхания задаётся пейсмейкерными нейронами дыхательного центра продолговатого мозга.

\*В английской армии так называют правофлангового в шеренге. Слово *пейсмейкер* происходит от англ. *pace* – шаг и *make* – делать. В свою очередь, слово *pace* произошло от лат. *pes (pedis)* – нога, стопа, ступня. Впервые *пейсмейкер* сердца лягушки описал в 1848 г. немецкий физиолог Карл Людвиг (Ludwig K. F. W., 1816–1895).

**Пектины.** От греч. *pektos* – свернувшийся, студнеобразный. Кислые полимеры галактуроновой кислоты и её метилового эфира, содержащие боковые цепочки из остатков нейтральных моносахаридов. Относятся к желеобразующим полисахаридным веществам, присутствующие в первичной клеточной стенке, межклеточном веществе и клеточном соке растений. Пектины пищевого назначения получают из яблок или свёклы в виде мармелада. Используются как антидоты; способны присоединять ионы многих металлов с образованием пектинатов. Пектины присутствуют также в хлебной корке.

Микрофлора кишечника, расщепляя пектины, образует метанол и этанол (в сутки у человека синтезируется до 3 г этанола).

**Пекторальный.** От лат. *pectus (pectoris)* – грудь. Грудной, относящийся к верхней части туловища.

**Пелагический.** От греч. *pelagios* – живущий в море (лат. *pelagius* – морской). Обитающий в толще воды. Например, к пелагическим морским рыбам относятся анчоусы (*Engraulis*), тунцы (*Thunnus*), скумбрия (*Scomber scombrus*).

**Пелагические организмы.** От греч. *pelagios* – живущий в море (*pelagos* – море, лат. *pelagius* – морской). Организмы (животные и водоросли), живущие в толще воды в открытом море.

**Пелагия.** От лат. *pelagia* – жемчужная раковина. 1. Вид раковин двустворчатых моллюсков жемчужниц. 2. Род дискомедуз с единственным видом *Pelagia noctiluca*.

**Пеллагра\*.** От итал. *pelle* – кожа, шкура (англ. *pelt, hide* – человеческая кожа) и греч. *agra* – схватывание. Тяжёлый авитаминоз PP – отсутствие или дефицит в пище противопеллагрического витамина PP –

никотиновой кислоты, или никотинамида (водорастворимый витамин группы В). В организме человека и животных никотиновая кислота синтезируется из триптофана\*\* и, соответственно, может быть им заменена. Клинически пеллагра проявляется эритемой кожи с сильным шелушением, изменениями в ЦНС, захватывающими когнитивную сферу, а также тяжёлыми желудочно-кишечными расстройствами (пеллагрическая триада – три “Д” – дерматит, диарея, деменция). Тяжёлые формы пеллагры, сопровождающиеся профузными поносами, смертельны. Синонимы – *розовая болезнь, астурийская розовая болезнь\*\*\*, альпийский скорбут, ломбардская болезнь\*\*\*\**.

\*Пеллагра поголовно поражала узников концлагерей. Пеллагра убила в “Дальлаге” в 1938 г. великого советского поэта О. Э. Мандельштама. Что такое пеллагра можно судить по меткому рассказу Н. В. Тимофеева-Ресовского: “Если вам *per os* вольют ложку чая с тремя чайками, она тут же со всеми тремя чайками выйдет *per rectum*”.

\*\*У высших растений и некоторых бактерий никотиновая кислота образуется путём конденсации глицеральдегид-3-фосфата и аспарагиновой кислоты.

\*\*\*Астурия – историческая горная область на севере Испании (Кантабрийские горы).

\*\*\*\*Ломбардия – область в Северной Италии с административным центром в Милане.

**Пеллета.** От англ. pellet < лат. *pila* – *шар\**. Пилюля, шарик. 1. Округлая гранула, содержащая лекарственный препарат; такие пеллеты, содержащие, например, гормональные препараты, имплантируют под кожу с определёнными клиническими целями для пролонгирования действия. 2. Фекальные пеллеты зоопланктона, окружённые перитрофной мембраной, оседают на дно водоёма в сто раз быстрее, чем клетки фитопланктона. Это так называемая пеллетная траспортация органики на дно водоёма.

\*Пелота (*pelota*) – *баскский мяч*. Игра в пелоту – старинная игра, которая похожа на современный теннис, только мяч посылали в стенку плетёными корзинами (ракетками).

**Пелликула.** От лат. *pellicula* – *кожища, шкурка* < *pellis* – *шкура, кожа*. 1. Жёсткий поверхностный подмембранный (кортикальный) слой цитоплазмы у простейших (передвигающихся с помощью жгутиков или ресничек), определяющий форму клеток. При наличии пелликулы поверхность клетки состоит из трёх мембранных слоёв: собственно плазматической мембраны и двух мембран пелликулярных альвеол. У инфузорий пелликула образована двумя мембранами, между которыми находится пустое пространство. Пелликула имеет сложный рельеф в виде шестигранных ячеек, что придаёт клетке инфузории высокую механическую прочность и жёсткость. Иногда в процессе отделения партнёров друг от друга после конъюгации (полового процесса) одна особь отрывает и уносит с собой часть другой, например, производные *пелликулы*

– ротовые структуры своего партнёра. Так может появиться двуротая особь, которая при бесполом размножении будет давать таких же двуротых особей, и эта особенность совсем не зависит от ядерного генома. Отсюда ясно, что при совершенно одинаковом генотипе могут существовать альтернативные формы организации пелликулы. По-видимому, пелликула действует как самовоспроизводящаяся матрица, служащая основой для самосборки составляющих её макромолекул в подобную же структуру. У кокцидий пелликула состоит из трёх мембран, формирующих вместе с подлежащими цитоплазматическими микротрубочками прочный цитоскелет. 2. Тонкий поверхностный слой кутикулы рыльца пестика, состоящий из специальных белков, который, взаимодействуя с белками экзины пыльцы, обеспечивает прорастание её пыльцевой трубки или, напротив, препятствует этому процессу в случае попадания чужеродных пыльцевых зёрен. 3. Наружная плёночная кожура семени у растений. 4. В анатомии, пелликула – *крайняя плоть* полового члена (см. **Препуций**).

**Пемфигус (pemphigus, pemphigo foliaceo).** От греч. pemphix (pemphigos) – *пузырь, волдырь*. Термин, отражающий: 1. Обыкновенная пузырчатка. Хронические заболевания кожи, сопровождающиеся образованием так называемых “вялых” пузырей (булл, волдырей), после разрыва которых обнажающийся слой дермы больше не зарастает. Относится к аутоиммунным заболеваниям, при котором возникают аутоантитела против белка десмосом\*, *десмоглеина*. Синоним – *болезнь Нейманна* (Нойманна)\*\*. 2. Пузырчатый лишай.

\*Плотные контакты (*tight junctions*) между эпителиальными клетками кожи.

\*\*Впервые описал австрийский дерматолог Нойманн фон Хейльварт (Neumann von Helvart, 1832–1902).

**Пенетрантность\*.** От лат. *penetro* – *проникаю, достигаю*. Особенность проявления гена в признаке (частота проявления гена). Другими словами, количественный показатель фенотипического проявления гена. Большинство генов проявляются в признаке у всех носителей соответствующего генотипа. Такие гены Н. В. Тимофеев-Ресовский назвал *полностью пенетрантными*. Некоторые гены проявляются не у всех обладателей – *не полностью пенетрантные* гены (*неполная пенетрантность*)\*\* (см. **Гены-модификаторы, Варьирующая экспрессивность, Полидактилия**). В общем смысле под пенетрантностью понимают долю особей, у которых признак выражен\*\*\*. На пенетрантность гена влияют другие гены, пол, возраст и средовые причины. Под пенетрантностью также понимается частота проявления мутантного признака при наличии мутантного гена\*\*\*\*. Синонимы – *частота или вероятность проявления гена*.

\*Термин был предложен в 1926 г. Николаем Владимировичем Тимофеевым-Ресовским (1900–1981) совместно с немецким невропатологом и нейроанатомом Оскаром Фогтом (Oskar Vogt,

1870–1959) – директором Института исследований мозга Общества им. Кайзера Вильгельма в Берлине, консультировавшем врачей, лечивших в последние годы жизни В. И. Ленина, а затем исследовавшем его мозг.

\*\*Практически это выражается в том, что не все гетерозиготы по соответствующим патологическим аллелям обнаруживают признаки заболевания (см. Н. П. Бочков, А. Ф. Захаров, В. И. Иванов. Медицинская генетика, “Медицина”, Москва, 1984).

\*\*\*Измеряется отношением числа особей, у которых ген проявился в фенотипическом признаке, к общему числу особей, несущих этот ген (в случае рецессивных генов у гомозигот и доминантных генов у гетерозигот), и выражается в процентах.

\*\*\*\*При неполной пенетрантности болезнь развивается не у всех *облигатных* носителей мутантного аллеля гена, что затрудняет анализ родословных в семьях с доминантными болезнями.

**Пенетранты.** От лат. *penetro* – *проникать, входить внутрь*. Стрекательные\* капсулы (клетки) у гидроидных полипов (гидры), содержащие стрекательную нить, поражающую добычу.

\*От русского слова “стрекало”, которое соответствует лат. *stimulus* – *остроконечная палка*, которой погоняли животных, а также, *побуждение* или *стимул*.

**Пенис.** От лат. *penis* – *хвост, мужской член*. Половой (копулятивный) орган у особей мужского пола. Пенис у человека образован двумя тяжами кавернозной (пещеристой) ткани и расположенного под ними губчатого тела, которое, расширяясь кпереди, образует головку, прикрытую кожной складкой – крайней плотью. Пенисы отсутствуют у килевых птиц, однако нелетающие бескилевые птицы, такие как страусы (нанду, эму), казуары и киви оснащены пенисом, эрекция которого обеспечивается не притоком крови к пещеристым телам, а лимфой. У страусов также есть дополнительная мышца, обеспечивающая эффективность проникновения пениса в клоаку самки. У самок пятнистых гиен очень большие трубчатые клиторы (до 18 см длиной)\*\*, напоминающие по форме пенисы. У коала два пениса. По два пениса также имеют некоторые змеи (см. **Бакулус, Вагина, Копуляция, Спаривание, Коммискуум, Травматическое осеменение**). Синоним – *фаллос* (*phallus*).

\*У высших приматов, таких как шимпанзе, орангутанг и горилла, очень небольшие по размеру пенисы. По отношению к размерам тела выдающимися данными обладает только человек.

\*\*У самок пятнистых гиен очень высокий, генетически предопределённый, уровень тестостерона в крови. Странность этих животных заключается также и в том, что детёныши, рождаясь, проходят через эти трубчатые клиторы и при этом часто погибают.

**Пенициллин\***. От лат. *penicillus* – *кисточка*. Антибиотик, вырабатываемый микроскопическими грибами (плесенями) рода *Penicillium\*\**, названных так потому, что под микроскопом они имеют форму метёлочек и кисточек. Пенициллин содержит в своей структуре

реакционноспособное  $\beta$ -лактамное кольцо и относится к группе  *$\beta$ -лактамных антибиотиков*, подавляющих образование пептидогликанов бактериальной стенки путём ковалентного связывания фермента *трансамидазы* (см. **Муреин**). В общем смысле пенициллин препятствует поступлению из среды некоторых аминокислот, необходимых для построения клеточной стенки и образования новых бактериальных клеток\*\*\*. Поэтому пенициллин – это субстратный ингибитор, выступающий в роли “суицидного субстрата” только для растущих бактерий. Практически не оказывает токсического действия на животные ткани. К антибиотикам с подобным механизмом действия относится и *ванкомицин*.

\*Открытие пенициллина принадлежит английскому микробиологу Александру Флемингу (A. Fleming, 1881–1955), который в 1929 г. установил, что один из видов плесени *Penicillium notatum* выделяет диффундирующий фактор, подавляющий рост стафилококков. За открытие пенициллина Флеминг в 1945 г. получил Нобелевскую премию совместно с Х. Флори и Э. Чейном, которые выделили неочищенный высокоактивный сухой препарат пенициллина (см. **Лизоцим**). Советский пенициллин под названием *крустозин* впервые получила в 1942 г. микробиолог З. В. Ермольева (1898–1974).

\*\*Характерная зеленоватая окраска, а также специфические запах и вкус сыра “Рокфор” обусловлены тем, что в нём развивается плесень *Penicillium roqueforti*.

\*\*\*Например, добавление пенициллина к культуре стафилококка препятствует поступлению глютаминовой кислоты и, тем самым, подавляет рост культуры.

**Пеницилиназа.** Фермент, вырабатываемый некоторыми микроорганизмами (в основном стафилококковыми штаммами), расщепляющий пенициллин (катализирует гидролиз пенициллина до пенициллоиловой кислоты). Обуславливает устойчивость (резистентность) к пеницилинам. Синоним – *цефалоспориноаза*.

**Пентозаны.** Полимеры пентозы. Входят в группу гемицеллюлоз.

**Пентозы.** От греч. pente – *пять* и суффикса “оза”, означающего, что это сахара. Пятиатомные сахара, например, арабиноза, рибоза, ксилоза.

**Пепломер.** От греч. perlos – *плетёная ткань* и meros – *часть*. Отдельная субъединица внешней оболочки вириона.

**Пеплос.** От греч. perlos – *плетёная ткань*. Внешняя липопротеиновая оболочка вириона (см. **Тегумент**).

**Пепсины\***. От греч. persis – *пищеварение* (perptos – *переваренный*) и protein – *белок*. Протеазы, вырабатываемые *главными клетками* в основном фундального отдела желудка (его дна) и расщепляющие белки пищи до пептидов различной степени сложности при кислой реакции желудочного содержимого (рН ниже 4) (см. **Главные клетки, Фундальный**). При рН выше 5 действие пепсинов прекращается. Пепсины выделяются в неактивной форме – в виде *пепсиногенов*, которые

превращаются в активные ферменты под влиянием соляной кислоты после отделения от молекулы пепсиногена полипептида, содержащего аминокислоту аргинин (его также называют “парализующий пептид”). Пепсины относятся к эндопептидазам, расщепляющим пептидные связи преимущественно между тирозином и фенилаланином (см. **Гастрексин**).

\*Пепсин открыл в желудочном соке в 1834 г. немецкий анатом, физиолог, гистолог и зоолог Теодор Шванн (Schwann, 1810–1882). Это открытие, в свою очередь, сослужило добрую службу в открытии Фридрихом Мишером нуклеина (см. **Мишер Иоганн Фридрих**).

**Пептидно-нуклеиновые кислоты (ПНК).** Синтетические аналоги олигонуклеотидов\*, способные специфически связываться с двойной спиралью ДНК с помощью *хугстиновских связей*. В ПНК заряженный дезоксирибозный сахаро-фосфатный остов ДНК заменён на близкий по структуре белковый остов, к которому прикреплены азотистые основания. Мономером основной цепи в ПНК является N-(2-аминоэтил)-глициновое звено, соединённое через метилен-карбонильные связи с тем или иным азотистым основанием. Располагаясь в большой борозде двойной спирали. ПНК образуют с ДНК комплексы различного строения. Так ПНК с произвольной последовательностью оснований образует с однонитевой ДНК и РНК дуплексы, превышающие по стабильности дуплексы ДНК/ДНК. ПНК перспективны как новые геннотерапевтические лекарственные средства, обладающие геннаправленными (подавляют элонгацию транскрипции) и антисмысловыми эффектами\*\*.

Существует гипотеза (Egholm et al., 1993), согласно которой ПНК были первыми молекулами, предшественниками РНК.

\*Впервые полиамидные аналоги нуклеиновой кислоты были синтезированы в 1991 г. датским учёным П. Е. Нилсеном (P. E. Nielsen).

\*\*Перспективны как противораковые средства.

**Пептидогликаны.** От греч. *glykys – сладкий*. Буквально, пептиды и полисахара. Обязательные компоненты внутреннего слоя клеточной стенки, поддерживающие структуру и сохраняющие форму бактерий. Состоят из различных полисахаров, поперечносвязанных пептидами\*. У грамположительных бактерий пептидогликановый слой значительно *толще* (15–80 нм), чем у грамотрицательных, у которых между плазматической мембраной и *тонким* слоем пептидогликана находится *периплазматическое пространство* (2 нм), содержащее β-лактамазы, а снаружи пептидогликанового слоя располагается наружная мембрана (8 нм), состоящая из липополисахаридов (LPS, или эндотоксина) (см. **Эндотоксины**). Самым наружным слоем клеточной бактериальной стенки является капсула, состоящая из гидратированных полисахаридов (у разных видов состав сахаров различен)\*\*. Синонимы – *мурейн, мукопептид* (см. **Муреин**).

\*Область приложения таких антибиотиков как *пенициллины* и *цефалоспорины* (см. **Лактамазы**). Эти пептиды содержат необычные правые аминокислоты D-аланин, D-лейцин и D-метионин, которые,

по-видимому, используются бактериями также для коммуникации при создании бактериальных биоплёнок (см. **Бактериальные биоплёнки**).

\*\*У бактерий, вызывающих сибирскую язву, капсула состоит из полимера D-глутаминовой кислоты.

**Пептиды.** От греч. *peptos* – *переваренный*. Короткие аминокислотные последовательности (обычно от 10 до 20 аминокислотных остатков), соединённых пептидными связями. При переваривании белков протеазами сначала образуются пептиды и только затем свободные аминокислоты (см. **Олигопептиды** и **Пептоны**).

Впервые пептидный синтез осуществил немецкий биохимик Эмиль Герман Фишер (Fischer E.H., 1852–1919), Нобелевская премия 1902 г.

**Пептидил-пролил-изомеразы.** Ферменты, контролирующие *цис-транс*-изомеризацию X-Pro-связей в синтезируемых пептидах.

**Пептоны.** От греч. *peptos* – *переваренный*. Смесь промежуточных продуктов ферментативного переваривания (гидролиза) белков.

**Первичные половые клетки\***. Диплоидные клетки, из которых формируются гаплоидные *гаметы* (собственно половые клетки – *сперматозоиды* и *яйцеклетки*). У многих животных *первичные половые клетки* образуются в “родительских организмах”, когда сами они ещё находятся в зародышевом состоянии (иногда даже тогда, когда зародыш состоит всего из нескольких слабо дифференцированных клеток). У позвоночных животных изначально первичные половые клетки образуются вне половых желёз и для того, чтобы попасть в развивающиеся *гонады*, мигрируют на большие расстояния, путешествуя, например, у птиц даже по кровяному руслу. У млекопитающих первичные половые клетки происходят из *энтодермы* в задней области желточного мешка, откуда они мигрируют в дорсальном направлении к половым складкам. У насекомых *первичные половые клетки* называются *полярными клетками*, поскольку они часто лежат на самом заднем конце зародыша (см. **Оогонии**, **Сперматогонии**, **Зародышевая плазма**, **Оосома**).  
Синонимы – *оогонии* и *сперматогонии*.

\*Отличаются от других зародышевых клеток, которые превращаются в *соматические клетки*. Нагляднее всего это различие демонстрирует явление утраты части генетического материала в соматических клетках, характерное для небольшого числа видов (см. **Диминуция**).

**Первичный транскрипт.** Первоначально синтезированная РНК, соответствующая транскрипционной единице (РНК, не прошедшая процесс созревания и модификации) (см. **Транскрипция**). Первичный транскрипт значительно длиннее зрелой мРНК. Синоним – *пре-мРНК*.

**Перевиваемые линии клеток.** Клетки, приобретшие способность к неограниченному росту в условиях культивирования *in vitro*, в результате спонтанного (или в результате слияния, как, например, в случае гибридом) изменения схемы дифференцировки, что и обеспечивает их выживание. Синоним – *постоянные линии клеток*.

**Перейон.** От греч. *pegeion* – *грудь*. Грудной отдел (торакс) у ракообразных. Часто 1–2 или несколько сегментов груди сливаются с головой и их конечности превращены в ногочелюсти. Задняя край головы и вся или часть груди у многих видов ракообразных с боков и сверху покрыты *карапаксом* в виде полуцилиндра или щита.

**Перекрёстные реакции.** Способность антигенов со сходными, но не идентичными детерминантами (гаптенами) реагировать с одними и теми же антителами. Реакции протекают, как правило, с различным средством.

**Переносчик глюкозы (GLUT – glucose transporter).** Семейство структурно близких мембранных белков, содержащих 12 трансмембранных  $\alpha$ -спиральных фрагментов и один олигосахарид, ориентированный во внеклеточное пространство. Изоформы GLUT-1 и GLUT-3 имеют высокое сродство к глюкозе ( $K_d$  около 1мМ) и обнаружены во всех клетках. GLUT-2 локализуется в клетках печени и поджелудочной железы ( $K_d$  15-20мМ). GLUT-4 ( $K_d$  5мМ) присутствует в плазматической мембране мышечных и жировых клеток. Инсулин увеличивает количество молекул GLUT-4 на поверхности клеток, и таким образом стимулирует поглощение глюкозы этими тканями\*. GLUT-5 обеспечивает *симпорт* глюкозы с ионами  $Na^+$  и присутствует в клетках кишечного эпителия (см. **Симпорт**).

\*Белок GLUT-4 изначально локализуется в мембранах транспортных внутриклеточных везикул. Связывание инсулина со своими рецепторами приводит к каскаду реакций, благодаря которым везикулы сливаются с плазматической мембраной, и число переносчиков резко увеличивается. Поэтому GLUT-4 называют также *инсулинозависимым транспортёром*. Считается, что при диабете II-типа нарушается механизм позиционирования GLUT-4 на плазматической мембране жировых клеток. Синоним – *транспортёр глюкозы (glucose carrier)*.

**Перехват Ранвье.** Ограниченные открытые участки мембраны нервного волокна шириной около 1мкм в миелиновой оболочке периферических мякотных волокон. Благодаря наличию миелиновой оболочки возбуждение в таких волокнах возможно не на всём протяжении осевого цилиндра, а только в областях *перехвата Ранвье* (см. **Миелиновая оболочка**).

**Переходные белки (transition proteins, TP).** Небольшие ядерные белки головоногих моллюсков, хрящевых рыб и млекопитающих, участвующие в двухэтапном процессе замены гистонов на *протамины* при созревании сперматозоидов. Значительно варьируют по массе и аминокислотному составу у разных видов, но в целом они более основные, чем гистоны. У млекопитающих известны четыре переходных белка, из которых TP1 и TP2 составляют 90 % (см. **Протамины**).

**Периаксин.** От греч. *peri* – *вокруг, около*, *axis* – *ось* и *protein* – *белок*. Специфический белок шванновских клеток.

**Перибласт.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *blast* – *росток*. Желточный синцитий меробластических яиц, образующихся не путём слияния клеток, а в результате проникновения в не дробящуюся цитоплазму ядер из ещё не полностью отделившихся от неё бластомеров. Благодаря своей локализации *перибласт* служит посредником между бластодермой и питательными запасами желтка (см. **Синцитий**).

**Периваскулярное пространство.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и лат. *vas* – *сосуд*. Пространство, окружающее артерии, идущие от мозговых оболочек, и вены, возвращающиеся к мозговым оболочкам (пространство, похожее на своеобразные “туннели”, окружающие каждый кровеносный сосуд – артериальный, венозный или капилляр). Представляет собой своеобразный аналог лимфатической системы в головном и спинном мозгу. Оно образовано пустыми полостями, рыхло заполненными отростками глиальных клеток *астроцитов*, создающих внешнюю стенку полостей, по которым движется мозговая жидкость (глимфа), выносящая из здорового мозга отработанные вещества, включая и дефектные белки\*, такие как, например, бета-амилоидные пептиды. (Периваскулярное пространство – это система канализации головного мозга, удаляющая отходы, через которую в ЦНС также могут попадать периферические иммунные клетки.) (см. **Микроглия**). В экспериментах на мышах было показано, что периваскулярное пространство расширяется в объёме во время сна и, напротив, сужается в период дневной активности (см. **Астроциты, Глимфатическая система**).

\*Считается, что за месяц головной мозг продуцирует примерно 100 г “отходов”. Уже известно, что в транспортном балансе бета-амилоидных белков участвуют два “барьерных” белка эндотелиальных клеток. Один из них, обозначенный как RAGE, участвует в транспорте бета-амилоида из кровяного русла в головной мозг, а другой (LRPI), напротив, удаляет его из мозга. Нарушение функционирования этих транспортных белков может приводить к образованию сенильных бляшек, характерных для болезни Альцгеймера (см. **Гематоэнцефалический барьер, Болезнь Альцгеймера**).

**Перигемальная система.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *haima* – *кровь*. Анатомические образования, свойственные только иглокожим животным. Представляют собой систему каналов, происходящих из целома, и выстланных перитонеальным эпителием. Играет роль своеобразной кровеносной системы. Синоним – *псевдогемальная система*.

**Перидерм.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *derma* – *кожа*. Хитиновый экзоскелет колониальных гидроидный полипов, покрывающий снаружи либо трубочки *ценосарка* (подотряд *Athecata*), либо также и *гидранты*, образуя вокруг них чашеобразную *гидротеху* (подотряд *Thecaphora*). Синоним – *перисарк*.

**Перидерма.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *derma* – *кожа*. Наружная (покровная) ткань растительной коры (пробки). Центральный слой

перидермы состоит из камбиальных клеток – *феллогена*, который откладывает наружу клетки *феллемы*, а внутрь – *феллодермы*.

**Перидесма.** От греч. *peri* – *около, вокруг* и *desmos* – *повязка*. Ткань в растениях, окружающая сосудистый пучок.

**Перидий.** От греч. *peridon* – *сумочка* и *eidos* – *сходство*. Плотная оболочка, покрывающая плодовое тело у грибов из порядка сумчатых или гастеромицетов (*Gasteromycetalis*) (см. **Глеба**).

**Перидинеи.** От греч. *peridines* – *вертящийся кругом*. 1. Отряд панцирных жгутиковых простейших (панцирные жгутиконосцы). 2. Панцирные жгутиконосные микроскопические водоросли.

**Перикамбий.** От греч. *peri* – *около, вокруг* и позднелат. *cambium* – *смена*. Слой клеток, окружающих проводящий цилиндр растительного корня.

**Перикарпий.** От греч. *peri* – *около, вокруг* и *karpos* – *плод*. Стенка плода, околоплодник, состоящий из трёх слоёв: наружного – *экзокарпия* (*эпикарпия*), среднего – *мезокарпия* и внутреннего – *эндокарпия*.

**Перикардий.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *kardia* – *сердце*. Буквально, то, что окружает сердце. 1. Остаток вторичной полости тела – *целома* у членистоногих и моллюсков (полость перикардия). У ракообразных, насекомых, многоножек, скорпионов и пауков кровь, перед тем как попасть в сердце, изливается в полости перикардияльного синуса (околосердечные синусы), а оттуда через *остии* попадает в полость камер сердца (см. **Остии**). 2. Соединительнотканная оболочка, покрывающая сердце. Околосердечная сумка (**перикард**). Воспаление перикарда различной этиологии называется *перикардитом*.

**Перикарион.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *karuon* – *ядро клетки*. Тело нейрона, от которого отходят нервные отростки (дендриты и аксон).

**Перикладий.** От лат. *pericladium*. Стеблеобъемлющее основание листа или черешка листа.

**Перилипины.** От греч. *peri* – *вокруг, около*, *lipos* – *жир* и *protein* – *белок*. Семейство белков, обволакивающих капли жира в жировых клетках, и не позволяющий ему расщепляться под действием липаз (ограничивают доступ липаз к липидным каплям). При отсутствии такой защиты жир “выгорает” быстрее. В экспериментах на мышах показано, что “обжирющиеся” мыши с нокаутированным геном *перилипина* не толстеют.

**Перинатальный.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и лат. *natalis*\* – *относящийся к родам*. Период внутриутробного развития в последние три лунных месяца беременности (см. **Пренатальный**).

\*Англ. *natalitis* – *рождаемость*.

**Перинеальный.** От лат. *perinaeum* < греч. *perinaeon* (*perineos*) – *промежность* Анатомический термин, обозначающий органы, относящиеся к промежности.

**Перинеальные железы виверр.** Пахучие железы, имеющие внутренний резервуар, в котором скапливается летучий секрет.

**Перинейрональная сеть.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *нейрон* (нервная клетка). Хрящеподобное молекулярное образование, состоящее из хондроитинсульфатов и протеогликанов, “обволакивающее” парвальбуминовые нейроны по мере взросления мозга и, тем самым, препятствующее дальнейшим изменениям в структуре синапсов. Формирование перинейрональной сети завершает критические периоды в развитии мозга (снижает его пластичность). В экспериментах на крысах показано, что ограничение пластичности исчезает, когда ферменты, например, хондроитиназа разрушают эти образования\* (см. **Критические периоды, Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК, GABA)**).

\*Так удалось у взрослых крыс вылечить *амблиопию* (см. **Амблиопия**).

**Периодоморфоз.** От греч. *periodos* – *обход, круговращение*, *morphé* – *форма* и *-osis* – *состояние*. Особая форма *анаморфоза*, характерная, например, для *кивсяков – двупарноногих* (из многоножек\*), при которой взрослый самец, в результате линьки превращается в личинку, которая после линьки либо остаётся личинкой, либо снова превращается в половозрелую особь (см. **Анаморфоз, Метаморфоз**).

\*Многоножки (*Myriapoda*) – общее название 4-х классов подтипа трахейнодышащих, включая *двупарноногих, губоногих, пауропод* и *симфил*.

**Периоды покоя.** Образное название периодов в жизненном цикле клеток, когда они покидают клеточный цикл. Для обозначения периодов пролиферативного покоя О. И. Епифанова и В. В. Терских в 1969 г. предложили символы  $R_1$  (соответствует символу  $G_0$ )\* и  $R_2$  (соответствует понятию  $G_2$ -популяции), образованные от англ. слова “rest” – *покой*. Покоящиеся клетки во многих случаях выполняют функции, свойственные определённой ткани. Кроме того, биологический смысл существования периодов покоя состоит в создании запасного пула клеток на тот случай, если потребуется восполнение их числа, путём возврата к активной пролиферации.

\*Представление о клетках, которые после окончания митоза могут выйти в состояние “вне цикла”, из которого при необходимости могут вновь вступить в цикл под влиянием пролиферативного стимула впервые было сформулировано независимо друг от друга двумя исследователями – венгром Ласло Лайтой (Lajtha, 1963) из Хаммерсмитовского госпиталя (Манчестер, Англия) и швейцарцем Генри Квастлером (Quastler, 1963) из Брукхейвенской национальной лаборатории (США), обозначившими это состояние как период, или фазу  $G_0$  (состояние покоя).

**Периостракум.** От греч. *peri* – *вокруг* и *ostrakon* – *черепок*. Наружный слой стенки раковины у моллюсков, образованный тонким слоем органического вещества (см. **Остракум**).

**Периплазма.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *plasma* (*plasmos*) – *нечто оформленное, нечто вылепленное*. 1. Периферический слой ооплазмы – свободная от желточных включений (желтка) ооплазма яйца. Обладает особенной сложностью организации и имеет особое морфогенетическое

значение для эмбриогенеза. 2. Пространство (обычно толщиной 10 нм), находящееся между внутренней (цитоплазматической) и наружной\* мембранами клеточной оболочки у грамотрицательных бактерий. Содержит тонкий муреиновый слой (пептидогликановый слой), а также, у некоторых видов, раствор гидролитических ферментов (гидролаз и β-лактамаз)\*\*, а также транспортных белков. Синоним – *периплазматическое пространство*.

\*Состоит из эндотоксинов (см. **Эндотоксины**).

\*\*Разрушают пенициллин и другие β-лактамы антибиотики.

**Перипрокт.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *proktos* – *задний проход*. Область вокруг заднего прохода.

**Перисперм.** От греч. *peri* – *около, вокруг* и *sperma* (*spermato*) – *семя*. Сохранившаяся в зрелом семени ткань нуцеллуса (см. **Нуцеллус**).

**Перистальтика.** От греч. *peristaltikos* – *охватывающий, сжимающий*, где *stalsis* – *сокращение*. Физиологический тип движений кишечника, обеспечивающий продвижение кишечного содержимого (химуса) в одном направлении – сверху вниз. Второй тип движений – маятникообразный, обеспечивающий ритмическую сегментацию содержимого кишечника и перемешивание его с пищеварительными соками.

**Перистальтический.** От греч. *peristaltikos* – *охватывающий, сжимающий*, где *stalsis* – *сокращение*. Перистальтические движения кишечника состоят в том, что в определённом сегменте кишки выше пищевого комка происходит сжатие кольцевых (поперечных) мышечных волокон, а ниже – сокращение продольных волокон, увеличивающее просвет (полость) кишки. В результате содержимое кишечника перемещается в расширенный участок кишки. Считается, что ритмическая автоматика сокращений имеет миогенное происхождение. Синонимы – *волнообразный, червеобразный*.

**Перистом.** От греч. *peri* – *около, вокруг* и *stoma* (*stomato*) – *рот*. Приспособление для рассеивания спор у листовых мхов, представляющее собой мелкие зубчики, расположенные в один или несколько рядов вокруг расширенной части коробочки (урночки), в результате чего образуются сквозные отверстия. Зубчики обладают гигроскопичностью и, в зависимости от влажности окружающего воздуха, перекрывают или открывают отверстия в коробочке.

**Перитеций.** От греч. *peri* – *возле, около* и *theka* – *сумка*. Тип плодового тела у высших (асковых) грибов, имеющий кувшинообразную форму с отверстием в верхней части. Перитеции закрытого типа встречаются также у сумчатых лишайников (*Ascolichenes*).

**Перитрихи.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *trichos* (*trix*) – *волос*. Прокариотические клетки, у которых жгутики расположены по всей поверхности. Синоним – *перитрихальные клетки*.

**Перихондр.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *chondros* – *хрящ*. Надхрящница. Наружный соединительнотканый слой хряща, за счёт

которого протекает аппозиционный рост хряща и его регенерация (см. **Аппозиция**, **Регенерация**).

**Перицентрин.** От греч. *peri* – *вокруг, около*, *centrum* – *центр* и *protein* – *белок*. Белок, участвующий в процессах деления клеток, недостаток которого приводит к микроцефалии (см. **Синдром Секкеля**). Обнаружен ген, ответственный за синтез этого белка. Он “работает в связке” с другим геном, участвующим в процессах репарации повреждённой ДНК.

**Перицикл.** От греч. *perikyklon* – *окружить* (*peri* – *около, вокруг* и *kuklos* – *круг*). Наружный слой паренхимных клеток центрального цилиндра в корнях и стеблях растений, способных превращаться в меристематические клетки (образовательная меристематическая ткань) и давать боковые корни, корневой и пробковый камбий (см. **Камбий**). Другими словами, *перицикл* – наружный слой осевого цилиндра, под которым располагается прокамбий.

**Перициты.** От греч. *peri* – *вокруг, около* и *kytos* – *клетка*. Отростчатые клетки, расположенные в стенках капилляров. Окружают снаружи эндотелиальные клетки сосудов головного мозга и, наряду с астроцитами, оплетают всю кровеносную систему и способствуют передаче сигналов, облегчая взаимодействие крови, эндотелия и нейронов.

**Перлекан.** От лат. *per* – *через, сквозь*, *lectus* – *ложе, постель* и протеогликан. Белок внеклеточного матрикса (ВКМ), связывающий между собой коллагеновые и ламининовые сетевые структуры (связывает коллаген IV типа с ламинином).

**Пермеабильный.** От лат *permeo* – *проходить через* и англ. *able* – *умеющий*. Проницаемый. Термин относится к способности веществ проходить через биологические мембраны (англ. *pervious*). Пермеабиллизация, например, необходима для того, чтобы пометить белки цитоскелета антителами (*пермеабиллизированные клетки*).

**Пермеазы.** От лат *permeo* – *проходить через, проникать* и суффикса “аза”, означающего, что это фермент. Мембранные транспортные белки, обеспечивающие транспорт (перенос) веществ (а также ионов) через плазмалемму. Другими словами, пермеазы – это мембранные белки, которые ускоряют движение веществ через мембрану путём облегчённой диффузии. Пермеазы могут обеспечивать унипорт (проводить в одном направлении одно вещество), симпорт (несколько веществ, например, глюкозу и ионы Na<sup>+</sup>), или антипорт (вместе с импортом одного вещества выводить из клетки другое). Термин применим только к прокариотам. Синоним – *транспортёры*.

**Пермиссивный.** От англ. *permission* – *разрешение* < лат. *permitto*, *permissum* – *предоставлять, позволять*. Разрешающий. Например, *пермиссивная* температура культивирования соматических клеток млекопитающих более низкая (32–34°C), чем обычно, позволяет пролиферировать клеткам – ts-мутантам клеточного цикла (температурно-чувствительным мутантам, где “t” – температура и “s” (*sensible*) –

*чувствительный*). Ещё один пример из физиологии – пермиссивное действие кортизола на катехоламины, усиливающие кровоток в мышцах при стрессе, т. е. это действие катехоламинов проявляется только в присутствии кортизола.

**Пернициозный.** От лат. *perniciosus* – *гибельный, опасный для жизни, злокачественный* (destructive). Разрушительный, вредоносный (о болезни, приводящей к фатальному исходу).

**Пернициозная анемия.** От лат. *perniciosus* – *гибельный, опасный* и анемия. Злокачественное малокровие (“malignant anemia”), связанное с резким снижением количества эритроцитов в периферической крови в результате дефицита цианокобаламина (витамина В<sub>12</sub>) и фолиевой кислоты. Этот дефицит обусловлен недостаточностью фактора Касла, способствующего адекватному всасыванию витамина В<sub>12</sub>. Для пернициозной анемии характерен *пойкилоцитоз* (см. **Пойкилоцитоз, Фактор Касла**).

**Перисарк.** От греч. *peri* – *вокруг* и *sarx* (*sarkos*) – *мясо*. 1. Оболочка колонии у кишечнополостных животных. 2. Хитиновый экзоскелет у колониальных гидроидных полипов. Синоним – *перидерм*.

**Перистом (перистомииум).** От греч. *peri* – *вокруг* и *stoma* (*stomatos*) – *рот*. 1. Передний отдел тела у кольцецов (кольчатых червей), на котором располагается рот. 2. Углубление на поверхности тела у жгутиконосцев и свободноживущих ресничных инфузорий (*Ciliata*), ведущее в клеточный рот (*цитостом*). Синонимы – *предротовая воронка, ротовая впадина, вестибулум* (см. **Цитостом, Вестибулум**).

**Перитрофический матрикс\*(ПМ).** От греч. *peri* – *вокруг*, *trophe* – *питание* и лат. *matrix* – *матка, материнская утроба* (в широком смысле, основа). Матрикс, окружающий пищу в среднем кишечнике насекомых. Отделяет содержимое кишечника от кишечного эпителия и обеспечивает механическую защиту, создаёт также барьер для микрофлоры, контаминирующей кишечник (микрофлоры, поступающей с пищей). ПМ аналогичен *гликокаликсу* позвоночных (см. **Гликокаликс**). Обнаружено, что насекомые, питающиеся стерильной пищей (например, гематофаги позвоночных животных), не имеют перитрофического матрикса или он выражен слабо. ПМ также связывает экзогенные токсины (“аллелохимики”) растительного происхождения, например, *танины*, которые выводятся наружу при дефекации.

\*В 1890 г. Е. Бальбиани назвал это образование *перитрофической мембраной*.

**Перкоидный.** От лат. *perca* – *окунь* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Относящийся к окунёвым. Например, семенники *перкоидного* типа отличаются радиальным ходом семенных каналцев, а выводной проток находится в центре органа. Перкоидные семенники характерны для окуневых, колюшковых и некоторых других отрядов рыб (см. **Циприноидный**).

**Перламутр.** От нем. Perlmutter < франц. perle – *жемчуг* и нем. Mutter – *мать*. В буквальном смысле, перламутр – “мать жемчуга”. Внутренний слой раковин у двустворчатых и брюхоногих моллюсков, прилегающий к мантии и отличающийся своеобразным радужным блеском. В состав этого слоя раковины входят кристаллы арагонита (минерал из класса карбонатов) и органические соединения – конхит\*, хитин и пурины. При отложении перламутра на инородных частицах, попавших под мантию у жемчужниц, образуется жемчуг.

\*От греч. konche – *раковина*.

**Пероксины.** От лат. per – *через*, греч. oxys – *кислый* и protein – *белок*. Функциональные белковые компоненты пероксисом (см. **Пероксисомы**).

**Пероксисомы\***. От лат. per – *через*, греч. oxys – *кислый* и soma – *тело*. Одномембранные органеллы, найденные в большинстве эукариотических клеток, и участвующие, главным образом, в обмене перекисей\*\*. Эти органеллы содержат большое количество различных оксидаз (пероксинов), генерирующих токсичный пероксид водорода в реакциях типа:  $RH_2 + O_2 \rightarrow R + H_2O_2$ , где R – органический субстрат. В пероксисомах содержится около 50 ферментов, участвующих в различных метаболических реакциях, а также фермент каталаза\*\*\*, разрушающий перекись водорода на кислород и воду. Пероксисомы печени, в частности, окисляют этиловый спирт, превращая его в уксусный альдегид, а также участвуют в реакциях  $\beta$ -окисления (см. **Реакции  $\beta$ -окисления**). “Размножение” пероксисом стимулируют гипополипидемические лекарственные средства (см. **Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором**). В клетках растений различают три типа пероксисом: *глиоксисомы*, *гликолисомы* и *урооксисомы*. Белки пероксисом, как и лизосомные гидролазы, синтезируются исключительно на рибосомах, встроенных в мембраны “шероховатого” ЭПР. Пероксисомы играют важную роль в процессах фотодыхания у растений, а также процессах, связанных с распадом пуринов. Для них характерен метаболический путь, получивший название *глиоксилатный цикл*.

\*Термин *пероксисома* используется потому, что ферменты, локализованные в этих структурах (различные оксидазы), способны образовывать перекись водорода ( $H_2O_2$ ). Поскольку пероксисомы иногда содержат твёрдые включения, первоначально их называли “микротельцами” (микросомами). Микротельца впервые были обнаружены в печени млекопитающих де Дювом, Бодуином и их коллегами в 60-х гг. XX в. (de Duve C., Baudhuin P., 1966). Авторы рассматривали пероксисомы как “ископаемые дыхательные частицы”, которые функционировали в клетках на ранних этапах эволюции.

\*\*В пероксисомах происходит также разрушение некоторых аминокислот и редких жирных кислот с очень длинными цепями (например, церотиновая, C26) и с разветвлёнными цепями, таких

как фитановая и пристановая кислоты. Для их катаболизма требуются несколько дополнительных ферментов, уникальных для пероксисом.

\*\*\*Каталаза – фермент-маркёр пероксисом, благодаря которому их можно отличить от лизосом. Вторым маркёром служит *оксидаза мочево́й кислоты*.

**Перомелия.** От греч. *peromelos* – *разрушенные конечности* и *-ia* – *условия*. Врождённое уродство конечностей, вплоть до отсутствия стоп и кистей (*амелия*).

**Пероральный.** От лат. *per* – *через* и *os (oris)* – *рот (per os)*. Вводимый через рот (термин применяется в отношении лекарств или спецпитания).

**Персистентный, персистирующий.** От лат. *persistens* – *упорствующий* (англ. *persistence* – *упорство, живучесть, постоянство*). Буквально, сохраняющийся длительное время, устойчивый во времени. Например, *персистирующий* патологический процесс или *персистентность* клеток при активации антиапоптотического гена *bcl-2* (некоторые вирусы содержат ингибиторы каспаз или гомологи гена *bcl-2* и, тем самым, подавляют процесс апоптоза заражённых клеток и создают условия для *персистенции* возбудителя). Термин *персистенция* применяют также и к стволовым клеткам донора для характеристики присутствия и сохранности их в организме реципиента.

**Персистирующие формы.** От лат. *persistens* – *упорствующий* (*persisto* – *оставаться верным*). Организмы, устойчивые к изменениям, существующие в течение длительного времени без появления каких-либо эволюционных новшеств. Красноречивыми примерами *персистирующих форм* могут служить наutilusы, появившиеся ещё в раннем кембрии ~520 млн. лет назад (единственный современный род наutilusов не меняется уже более 100 млн. лет) и раки-богомолы, представляющие собой своеобразные живые ископаемые, существующие уже более 400 млн. лет. Рыбаки их зовут “пальцерубами”, поскольку их клешни срабатывают (смыкаются) со скоростью пули. Глаза содержат 12 типов цветовых рецепторов (для сравнения, у человека только три типа рецепторов). К живым ископаемым относятся и мечехвосты, которые почти не изменились за 250 млн. лет существования.

Из ныне существующих видов рыб к персистирующим формам относятся кистепёрые (латимерии из отряда целокантообразных) и хрящевые рыбы. Это ещё один своеобразный привет из девонского или даже силурийского периодов палеозойской эры; появились 400, а, может, и более млн. лет назад. Из рептилий к персистирующим животным относятся черепахи, приобретшие свой оригинальный облик более 300 млн. лет назад (см. **Рефугиумы**).

**Персистенция.** От лат. *persisto* – *оставаться верным* (англ. *abide*) < *persistens* – *упорствовать, сохраняться*. Сохранение, стойкость в выживании, длительное противодействие какому-либо воздействию. Например, персистенция в клетках эндогенных вирусов.

**Перфораторий.** От англ. perforate – *продырявливать* (*перфорировать*). Передний отдел сперматозоида, несущий *акросому*, и отвечающий за проникновение головки сперматозоида в яйцеклетку (см. **Акросома**).

**Перфорация.** От лат. perforatio – *продырявливание*. Образование сквозного отверстия, например, перфорация листьев, плевральной полости и т.д. (см. **Прободение**).

**Перфорины.** От лат. perforatio – *продырявливание* и греч. protein – *белок*. Белки, впрыскиваемые цитотоксическими Т-клетками (Т-киллерами) и НК-клетками в зону контакта с клеткой-мишенью. В результате *перфорины* полимеризуются и формируют в плазматической мембране дефектной клетки-мишени, подлежащей уничтожению, трансмембранные каналы (поры), по которым внутрь последней поступает смесь протеолитических ферментов, называемая *гранзимами* или *фрагментинами*, что и приводит клетку к гибели (см. **Гранзимы**, **Фрагментины**).

**Перцепиент.** От лат. perceptio – *восприятие* (percipio – *воспринимать*) < capio (capere, recipere) – *брать, принимать*. Индивид с повышенной сенсорной чувствительностью (гиперчувствительностью, гиперстезией) по сравнению со средней, характерной в целом для популяции. Возможно, что перцепиентами являются так называемые телепаты, а также люди с “кожным зрением”\*.

\*В литературе и СМИ хорошо известны не очень понятные с научной точки зрения феномены Розы Кулешовой, Нинель Кулагиной и Джуны.

**Перцептировать.** От лат. perceptio – *восприятие* (percipio – *воспринимать*). Воспринимать органами чувств внешние и внутренние сигналы.

**Перцепция.** От лат. perceptio – *восприятие*. Восприятие организмом различных внешних и внутренних сигналов с помощью органов чувств. Другими словами, познание явлений окружающего мира посредством органов чувств.

**Пестициды\***. От лат. pestis\*\* – *зараза* и caedo (caedes) – *убийство*. Комплексы химических препаратов, предназначенных для борьбы с животными и растениями, приносящими вред человеку и хозяйству. В состав группы пестицидов входят гербициды, инсектициды, акарициды, фунгициды и зооциды (см. также **Генная инженерия**). Печально известен пестицид – газ циклон-Б – отравляющее вещество, которое немецкие фашисты использовали для массового убийства заключённых в концентрационных лагерях во время Второй мировой войны. Создателем циклона-Б был немецкий химик-неорганик (Нобелевский лауреат, 1918 г.) Фриц Габер (Haber, 1868–1934) – инициатор применения боевых отравляющих веществ (увы, и такие бывают Нобелевские лауреаты!).

\*Для борьбы с вредными животными используются также вещества, извлекаемые из растений – пиретрум и ротенон.

\*\*\*”...*Песта взмахнула хусткой и счастье исчезло...*” – фраза из древнеславянского эпоса “Повести временных лет”.

**Петехии.** От итал. *petecchie* – *пятна, сыпь*. Точечные кровоизлияния в коже и слизистых оболочках (капиллярные кровоизлияния). Петехиальная кровоточивость – это верный диагностический признак истощения тромбоцитарной системы свёртывания крови, имеющий место при геморрагических диатезах, сепсисе, а также при других заболеваниях. Более крупные фиолетово-пурпурные пятна, возникающие в результате выхода крови из сосудов в кожу, называются *экхимомами*, а само состояние *экхимозом\** (см. также **Пурпура тромботическая**).

\*От греч. *ekchymosis*, где *ek* – *наружу* и *chymos* – *сок*. Экхимома – кровоподтёк, небольшая гематома.

**Петит-штаммы.** От фр. *petite* – *малый, мелкий*. Мутанты дрожжевых клеток с нарушенной функцией митохондрий (см. **Мутации петит**).

**Пигментная ксеродерма.** От лат. *pigmentum* – *красящее вещество*, а также греч. *xeros* – *сухой* и *derma* – *кожа*. Заболевание, при котором пребывание на солнце приводит к разрушению меланоцитов (см. **Меланоциты**). Люди, страдающие пигментной ксеродермой, чаще болеют плоскоклеточным и базальноклеточным раком кожи.

**Пигментный ретинит (*retinitis pigmentosa, RP*).** Группа аутосомных доминантных генетических заболеваний, встречающихся с частотой ~0,025%, и приводящих к полной слепоте в результате гибели светочувствительных элементов сетчатки глаза. Обычно заболевание начинается в подростковом возрасте, и в одном из 10–12 случаев обусловлено нарушениями в работе *сплайсосом* в клетках сетчатки\*, что говорит о высокой специфичности механизмов сплайсинга в специализированных клетках (см. **Дифференцировка, Сплайсинг**).

\*В частности, встречаются мутации в генах *PAP1* (RP9-форма пигментного ретинита), *PRPC8* (RP13-форма) и *HPRP3* (RP3-форма), кодирующих факторы сплайсинга, в результате чего нарушается сплайсинг пре-мРНК этих генов.

**Пигментный ретинит, сцепленный с X-хромосомой.** Распространённая форма наследственной слепоты, связанная с мутацией в гене, кодирующем белок *RPGR*. В результате развивается прогрессирующая атрофия сетчатки глаза, при которой погибают светочувствительные элементы – палочки и колбочки. Как и другие сцепленные с X-хромосомой заболевания, эта форма ретинита передаётся от матерей сыновьям (гетерозиготность в определённой мере спасает от явного заболевания девочек). Заболевание начинается в детстве с потери периферического и сумеречного зрения, переходящего в туннельное зрение, при котором сохраняется только центральное зрение, а затем наступает слепота.

В 2011 г. американскими учёными из Университета Флориды в экспериментах на собаках сделана попытка лечения заболевания с помощью генно-инженерной методики. Метод основан на введении

с помощью инъекции непосредственно в поражённую сетчатку вирусного вектора, содержащего нормальную копию гена, кодирующего белок RPGR. Вектор также содержал встроенной генетической переключатель-энхансер, включающий ген только при попадании конструкции в нужные клетки. В результате появлялся белок, восстанавливающий функции сетчатки. В 2017 г. было выдано разрешение на применение метода в клинической практике.

**Пигидиальные железы.** От греч. *pyge* – *крестец, хвост* и *eidos* – *сходство, вид*. Железы у жуков, выделяющие защитные секреты с резким специфическим запахом и раздражающим действием (см. **Аминоны**).

**Пигидиум (пигидий).** От греч. *pyge* – *крестец, хвост* и *eidos* – *сходство, вид*. Хвостовая лопасть у кольцецов (аннелид).

**Пигостиль.** От греч. *pyge* – *крестец, хвост* и *stylos* – *столб, опора*. Кость, имеющаяся у многих птиц. Образуется из 4–6 сросшихся хвостовых позвонков. К пигостилю прикрепляются перья хвоста.

**Пикайя.** Название предполагаемого предка хордовых – первого существа на планете с зачатком осевого внутреннего скелета, жившего более 500 млн. лет назад. Обладал своеобразным внутренним скелетом – зачаточной формой позвоночника – хордой (внутренним стержнем, или струной), длиной до 5 см., из которой в процессе эволюции развился скелет позвоночных (см. **Хорда**). У пикайи появилась первая нервная цепочка, преобразовавшая механизмы, управляющие строительством тела. Считается, что эволюция имеет дело с готовыми пакетами информации и ничего, или почти ничего не “изобретает” заново. Отсюда, различные морфологические типы строения организмов на самом деле представляют собой вариации одной изначальной схемы, предполагающей единый механизм формирования эмбрионов у всех животных.

Считается также, что примерно 600 млн. лет назад почти одновременно возникли все типы животных.

**Пикнидии.** От греч. *pyknos* – *плотный* и *eidos* – *сходство, вид*. Органы конидиального спороношения у несовершенных грибов и лишайников. Представляют собой замкнутые вместилища округлой формы с отверстием в верхней части, образующиеся на верхней поверхности или по краям таллома у лишайников. В *пикнидиях* развиваются *пикноспоры*, или *пикноконидии*, с помощью которых осуществляется бесполое размножение *микобионта* лишайников (см. **Микобионт**).

**Пикниды.** От греч. *pyknos* – *плотный* и *eidos* – *сходство, вид*. Органы конидиального спороношения у грибов, представителей некоторых порядков (аскомицетов и ржавчинных). Например, у ржавчинных грибов-паразитов, представляют собой колбочковидные вместилища спор (*пикноспор*), располагающиеся на верхней стороне листьев растений-хозяев в виде мелких пятен ржавого цвета\*. (см. **Эцидии**). Синоним – *спермогонии*, содержащие споры *спермации*.

\*Цвет определяется маслом, окрашенным в жёлтый цвет (*липохромом*), содержащемся в спорах.

**Пикник (пикнический).** От греч. *ruknos* – *плотный, тучный (густой)*. Человек плотного телосложения с широкой коренастой фигурой, короткой шеей и большим животом (округлый с большим количеством жира) (см. **Соматотипы**).

**Пикноз.** От греч. *ruknos* (англ. *rusnosis*) – *плотный (густой)*. Уплотнение и сморщивание клетки или клеточного ядра, связанное с увеличением сродства к красителям (например, *пикнотическое ядро*).

**Пикноконидии.** От греч. *ruknos* – *плотный (густой)*, *konía* – *пыль* и *eidos* – *сходство, вид*. Очень мелкие клетки (1–5 мкм) различной формы у лишайников, предназначенные для бесполого размножения и образующиеся в огромном количестве в *пикнидиях*.

**Пикноморфный.** От греч. *ruknos* – *плотный (густой)* и *morphe* – *форма*. Термин отражает избыточную способность клетки или ткани к окрашиванию.

**Пикноспоры.** От греч. *ruknos* – *плотный* и *spora* – *семя*. Неподвижные мужские гаметы, образующиеся в пикнидах ржавчинных грибов (см. **Спермации**).

**Пикопланктон.** От исп. *pequeño* – *малый* и греч. *plankton* – *блуждающий*. Совокупность наименьших по размерам представителей фотосинтетического планктона – водорослей, обитающих в толще воды. В 2007 г. среди пикопланктона, добытого в разных частях Северной Атлантики и в Средиземном море, немецкими учёными из Института полярных и морских исследований Альфреда Вегенера (город Бремерхафен) была обнаружена новая группа морских водорослей – пикобилифиты (см. **Пикобилифиты**).

**Пикобилифиты (Picobiliphytes).** От исп. *pequeño* – *малый*, фикобилины и *phyton* – *растение*. Новая очень распространённая группа морских водорослей – невидимых даже под микроскопом одноклеточных организмов, размер которых не превышает 1 мкм. Найдены с помощью новых молекулярно-генетических инструментов среди *пикопланктона*, и не похожи ни на какие другие эукариотические клетки\*. В пластидах содержатся белки, подобные фикобилибелкам – фотосинтетическим водорастворимым пигментам цианобактерий (см. **Фикобилинпротеиды**).

\*Группа водорослей выделена на основе изучения последовательностей нуклеотидов в 18S РНК (РНК, входящая в состав малой субъединицы рибосом).

**Пикорнавирусы.** От итал. *piccolo* – *очень маленький (piccolo – маленький)*, англ. RNA (РНК) и *virus*. Вирусы семейства *Picornaviridae* – самые мелкие из всех известных вирусов (диаметр вирусной частицы 22–30 нм). Не имеют внешней оболочки. Капсид образован 60 субъединицами и содержит одну молекулу позитивной одноцепочечной РНК с М.м.  $2,5 \times 10^6$  Да, кодирующую 4 главных полипептида. Репликация и сборка вирусных частиц происходит в цитоплазме клетки-хозяина,

а освобождение – путём разрушения клетки. Семейство включает следующие роды: 1. *Enterovirus* (энтеровирусы\* человека, полиовирусы 1, 2 и 3, вирусы Коксаки, эховирусы (вирусы ЕСНО), вирус гепатита А), 2. *Cardiovirus* (вирусы, подобные вирусу энцефаломиокардита), 3. *Rhinovirus* (риновирусы человека) 4. *Aphthovirus* (вирусы ящура).

\*Обнаружено более 100 типов энтеровирусов, включая вирусы Коксаки.

**Пиксидий.** От лат. *ruxidium* (*ruxis*) – *крыночка* (криночка). Например, крыночка паракарпная (пиксидий паракарпный).

**Пилеориза.** От англ. *pileorhiza* < от лат. *pileo* (*pileus*) – *надевать* и греч. *rhiza* – *корень*. Корневой чехлик.

**Пили.** От лат. *pilus* – *волос* (*pila* – *столб, свая*). Клеточные придатки белковой природы у бактерий (образования на поверхности клеток), представляющие собой нити диаметром 4 нм и длиной 1–4 мкм. Позволяют бактериям прикрепляться к другим клеткам. Например, *секс-пили*, которыми обладают так называемые F<sup>+</sup>-особи\*, обеспечивают половой процесс или *конъюгацию* у бактерий. Состоят из гидрофобного белка *пилина* (см. **Пилины**). Синонимы – *фимбрии, ворсинки*.

\*От англ. *fertile* – *плодородный*.

**Пилины.** От лат. *pilus* – *волос* и греч. *protein* – *белок*. Белковые гидрофобные субъединицы с М.м. 8,0 kDa, при полимеризации которых образуются ворсинки (пили) у бактерий.

**Пилидий.** От лат. *pilum* – *копьё, дротик* (*pilus* – *волос*) и *eidos* – *сходство*. Личинка у немертин.

**Пилоидный.** От лат. *pilus* – *волос* и греч. *eidos* – *сходство*. Напоминающий волос, волосовидный по форме.

**Пилокарпин.** От лат. *pilus* – *волос* и греч. *karpos* – *плод*. Растительный алкалоид – антагонист холинолитиков (антидот) – вещество, возбуждающее холинорецепторы (действующее подобно ацетилхолину). Оказывает своё действие в момент прохождения через плазматическую мембрану.

**Пиломоторы.** От лат. *pilus* – *волос* (*pilum* – *метательное копьё*). Мышцы, поднимающие волоски (пили), например, при охлаждении, испуге.

**Пилорический.** От греч. *pylorus* – *привратник*. Относящийся к привратнику. Например, конечный (пилорический) отдел желудка млекопитающих и человека, переходящий в двенадцатипёрстную кишку (*duodenum*). Этот отдел желудка содержит только железы (пилорические железы), состоящие из главных и добавочных секреторных клеток, и не содержит обкладочные клетки, выделяющие соляную кислоту. Сок пилорических желёз отличается большим содержанием слизи и имеет щелочную реакцию. Он выделяется постоянно, даже при пустом желудке в количестве нескольких миллилитров в час.

**Пилоэрекция.** От лат. *pilum* – *метательное копье* и *erectio* – *выпрямление*. Подъём волос, шерсти дыбом, как проявление вегетативной реакции.

**Пинакоциты.** От греч. *pinax* – *доска, картина* и *kytos* – *клетка*. Один их типов соматических клеток у губок.

**Пинеальная железа.** От лат. *pinea* – *сосновая шишка*. Шишковидная железа (*эпифиз*). Раньше эпифиз образно называли “третьим глазом”. И хотя пинеальная железа представляет собой непарный крошечный орган, однако она, как и весь головной мозг, характеризуется билатеральной симметрией (см. *Эпифиз*).

**Пинеалocyтy.** От лат. *pinea* – *сосновая шишка* и греч. *kytos* – *клетка*. Нейроглиальные клетки *эпифиза* (шишковидной или пинеальной железы), имеющие отростки, заканчивающиеся булавовидными расширениями. Синоним – *главные клетки* (*chief cells*).

**Пиннулы.** От лат. *pinnula* (*pinula*) (англ. *pinnule*) – *пёрышко, крылышко*. 1. Боковые веточки луча у морских лилий. 2. Рыбьи плавники.

**Пиносомы\***. От греч. *pinein* – *пить* и *soma* – *тело*. Пиноцитозные пузырьки (эндоцитозные вакуоли или эндосомы), отрывающиеся от клеточной поверхности и перемещающиеся вглубь цитоплазмы. Образование пиносом происходит в специализированных участках плазмалеммы, называемых “окаймлённые ямки”. Эти ямки занимают около 2 % клеточной поверхности и покрыты изнутри рыхлой сетью, состоящей из белка *клатрина*, ассоциированного с рядом дополнительных “одевающих белков”, которые образуют структуру *трискелиона* (см. *Клатрин*, *Трискелион*).

\*Образование пиносом характерно для клеток кишечного эпителия, эндотелия, а также для амёб.

**Пиноцитоз.** От греч. *pinein* – *пить*, *kytos* – *клетка* и *-osis* – *состояние*. Активное всасывание воды с растворёнными в ней веществами (или суспензиями) путём впячивания плазмалеммы и образования отшнуровывающихся от поверхности клетки пузырьков\* (*пиносом*), которые затем перемещаются *центрипетально* в толщу цитоплазмы. Пиноцитоз может осуществляться различными способами: 1. С образованием простой инвагинации плазмалеммы. 2. С образованием удлинённого узкого канала, содержащего захваченный материал. 3. На участках реснитчатой поверхности (инвагинация межресничных участков плазмалеммы).

\*Впервые этот процесс наблюдали с помощью метода микрокиносъёмки Эдвардс у амёбы и Льюис (США) у макрофагов в культуре *in vitro*. Именно Льюис и предложил термин *пиноцитоз* (Lewis Warren H., 1929, 1931).

**Пиодермия.** От греч. *puon* – *гной*, *derma* – *кожа* и *-ia* – *условия*. Воспалительное заболевание кожи, вызываемое гноеродными микроорганизмами.

**Пиококки.** От греч. *pyon* – *гной* и *kokkos* – *зерно*. Кокковые бактерии (чаще *Streptococcus pyogenes*), вызывающие гнойное поражение тканей.

**Пиоцианин.** Пигмент голубого цвета, относящийся к семейству *феназина* (см. **Феназин**), характерный для фитопатогенной бактерии *Pseudomonas aeruginosa*. Синтезируется также бактериями вида *Pseudomonas pyocyanea*, откуда и произведено его название. Обладает свойствами протозойного антибиотика и защищает бактерии от поедания амёбами.

**Пиоррея.** От греч. *pyon* – *гной* и *rho* – *теку*. Истечение гноя. Например, альвеолярная пиоррея при пародонтозе.

**Пиосальпинкс.** От греч. *pyon* – *гной* и *salpinx* – *маточная труба*. Скопление гноя в маточной трубе.

**Пиперин.** От лат. *pipere* – *перец*. Алкалоид чёрного перца.

**Пирамидные клетки.** Нейроны треугольной формы, образующие в коре головного мозга обширную сеть и обеспечивающие связь префронтальной коры с глубинными структурами мозга, отвечающими за формирование эмоций, желаний и привычек. Эти связи легко нарушаются при изменении нейрохимической среды мозга, вызванной стрессом (см. **Префронтальная кора, Стресс**).

**Пирексия.** От греч. *pyrexia* – *лихорадочный* и *-ia* – *условия*. Лихорадка. Состояние, характеризующееся повышенной температурой тела (гипертермией).

**Пиреноиды.** От лат. *pyrene* (греч. *pyren*) – *косточка плода* и *eidos* – *сходство, вид*. 1. Внутриклеточные органеллы у многих водорослей, не содержащие пигментов. Представляют собой сферические структуры, функцией которых является запасание в полимерной форме ассимилированного сахара. Например, у вольвоксовых пиреноид располагается в нижней части чашевидного хроматофора. 2. Тельца в хроматофорах у некоторых простейших, содержащие крахмал.

**Пиренокарпий.** От лат. *pyrene* – *косточка, семя* мясистого плода и *karpos* – *плод*. Синоним – *перитеций* (см. **Перитеций**).

**Пиреномицеты.** От лат. *pyrenomycetes* < греч. *pyrene* – *плодовая косточка, зерно* и *mykes* – *гриб*. Низшие сумчатые грибы (аскомицеты) с плодовыми телами перитециями, большую часть которых составляют сапрофиты. К паразитическим пиреномицетам относится спорынья, паразитирующая на злаках (см. **Эрготизм, Эрготоксин**).

**Пиренофор.** От лат. *pyrene* – *косточка, семя* и греч. *phoreo* (*phero*) – *нести*. Часть цитоплазмы, содержащая ядро.

**Пиретрум.** От лат. *pyrethrum* – *ромашка*. Многолетние растения семейства сложноцветных (*Composita*). Из соцветий далматской и кавказской ромашек получают инсектицидный порошок – *пиретрум*.

**Пиридоксин.** Одно из трёх производных *пиридина*, входящих в группу водорастворимых витаминов, объединённых общим названием витамин В<sub>6</sub>. В эту же группу входят *пиридоксаль* и *пиридоксамин*.

Активной формой витамина В<sub>6</sub> является пиридоксальфосфат (пиридоксаль-5'-фосфат), участвующий в виде кофермента в активации природных L-изомеров аминокислот и процессе их активного транспорта через кишечную стенку от слизистой поверхности к серозной. Пиридоксаль-5'-фосфат входит также в состав гликоген-фосфорилазы, отвечающей за процесс расщепления гликогена.

**Пи-РНК.** Короткие некодирующие РНК, подавляющие активность транспозонов. Активность их проявляется в ядре клетки. Установлено, что если клетку лишить пи-РНК, то последовательности ДНК, кодирующие транспозоны, становятся доступнее для соответствующих РНК-полимераз. Открытие пи-РНК обнаружило новый механизм регуляции активности генов (см. **РНК-интерференция**).

**Пирогалловые кислоты.** От греч. *pyros* (*pyr*) – *огонь* и лат. *galla* – *чернильный орешек*\*. Органические соединения класса фенолов. Синоним – *пирогаллол*.

\*Галлы – наросты на листьях некоторых растений.

**Пирогены.** От греч. *pyros* – *огонь* и *gennan* – *порождать*. Факторы, повышающие температуру тела, иначе, вызывающие лихорадку, которая может быть защитной реакцией организма на инфекцию, поскольку некоторые микроорганизмы, включая вирусы, хуже развиваются при повышенной температуре. При воспалительных заболеваниях лихорадку индуцируют бактериальные пирогены, но сама она обусловлена выбросом макрофагами эндогенного пирогена интерлейкина-1 (IL-1) (см. **Пирогены эндогенные**).

**Пирогены эндогенные.** От греч. *pyros* – *огонь*, *endon* – *внутри* и *gennan* – *порождать*. Вещества, повышающие температуру тела и образующиеся в организме при острых воспалительных и инфекционных заболеваниях. К таким пирогенам относятся *цитокины*, такие как интерлейкины 1 и 6 (IL-1 и IL-6).

**Пирозис (pyrosis).** От греч. *pyros* – *огонь* и *-osis* – *состояние*. Ощущение жжения и боли за грудиной, связанные с регургитацией (забросом) кислого содержимого желудка в пищевод (см. **Рефлюкс**). Синоним – *изжога*.

**Пирокатехины.** От греч. *pyr* – *огонь* и от названия акации *катеху*. 1. Органические соединения класса фенолов, которые входят в состав смол, выделяемых акацией *катеху*, откуда и произошло название (см. **Катехины**). 2. О-диоксибензол (катехол, катехин, пирокатехин) – составная часть молекул *катехоламинов* (адреналина, норадреналина и дофамина) (см. **Катехоламины**).

**Пиролизин.** Токсичный алкалоид растений, который используют некоторые виды бабочек для защиты от хищников. Обладает отвратительным запахом. Бабочки могут накапливать его до ½ массы тела. У самцов пиролизин выступает в роли феромона. Чем сильнее (отвратительнее) пахнет самец, тем лучше будут защищены яйца.

**Пиرونин (Pyronin Y).** От лат. *pyrene* – *косточка, семя*. Краситель, специфичный к рибосомальной РНК. Используют для идентификации стволовых клеток.

**Пироплазмоз.** От греч. *pyr* – *огонь*, *plasma* – *образование* и *-osis* – *состояние*. Трансмиссивное заболевание крупного рогатого скота, лошадей, свиней и собак, характеризующееся лихорадкой, анемией и гемоглобинурией. Переносится *иксодовыми* (скотскими, пастбищными) клещами. Возбудитель – *пироплазмы*, паразитирующие в эритроцитах животных. Синоним – *пироплазмидоз, клещевая лихорадка*.

**Пироплазмы.** От греч. *pyr* – *огонь* и *plasma* – *нечто образованное, образование*. Простейшие, паразитирующие в эритроцитах животных и вызывающие *пироплазмоз*.

**Пиросомы.** От греч. *pyr* – *огонь* и *soma* – *тело*. Подкласс хордовых животных подтипа оболочников (*туника*).

**Питириаз.** От фр. *pityria* < греч. *pityron* – *отруби* (высевки), *перхоть* (англ. *dandruff*). Дерматоз (огрубевший лишай), характеризующийся чешуйчатым (отрубевидным) шелушение кожи. Синонимы – *пителириазис* (*pityriasis simplex*, где лат. *simplex* – *простой, несоставной*).

**Питуитарный.** От лат. *pituitary* – *гипофиз* < *pituita*\* – *слизь, мокрота*. Относящийся к гипофизу (при этом речь больше идёт о задней доле гипофиза). Отсюда, понятие “питуитарная карликовость” не совсем точное (см. **Нанизм**).

\*От лат. *pituitaria* – *удаляющее слизь* (отхаркивающее средство).

**Питуицит.** От лат. *pituitary* – *гипофиз* и греч. *kytos* – *клетка*. Клетка нейрогипофиза (задней доли гипофиза).

**Плагиаксония.** От греч. *plagios* – *боковой, косой, наклонный*, *axis* – *ось* и *-ia* – *условия*. Перекрёстноосность. Термин, описывающий соотношение морфологических осей при эмбриогенезе, например, при метаморфозе трохофоры во взрослого червя полихету. При плагиаксонии сагиттальная плоскость формирующегося тела червя перпендикулярна главной оси трохофоры (или анимально-вегетативной оси полярности яйца) (см. **Протаксония**).

**Плагииотропизм.** От греч. *plagios* – *косой* и *tropos* – *направление, поворот*. Рост боковых органов растения (побегов, листьев, корней и корневищ) под углом к осевому органу в зависимости от источника раздражения (гравитации, света).

**Пладорома.** От греч. *plados* – *влажный* и *oma* – *вздутие, опухоль*. Опухоль глазных век. Синоним – *блефарома*.

**Плазмалемма\*.** От греч. *plasma* – *нечто вылепленное* и *lemma* – *кожища, оболочка*. Клеточная мембрана\*\*, отделяющая протопласт от окружающей среды\*\*\*. Долгое время плазмалемму считали стабильной клеточной структурой, но постепенно стало ясно, что она представляет собой очень активную, динамичную, постоянно изменяющуюся и перестраивающуюся систему, в которой появляются и распадаются новые молекулярные образования. Оказалось также, что в разных частях

организма состав клеточных мембран различается. Он изменяется также с возрастом и при различных патологиях. Плазматической мембране присуща энергозависимая барьерно-транспортная функция; именно она обуславливает транспорт веществ внутрь клетки и обратно, и отвечает за явление *плазмолиза-деплазмолиза*. Через плазмалемму осуществляются межклеточные взаимодействия (передача внутрь клетки сигналов) и клеточная адгезия. В полярных клетках различные стороны плазматической мембраны обладают различными свойствами. В простейшем монослое эпителиальных клеток различают *базальную* поверхность, примыкающую к внеклеточному матриксу (базальной мембране), *базолатеральную* поверхность, обращённую к другим клеткам и свободную *апикальную* поверхность, формирующую выстилку протока, полости или наружную поверхность ткани. Синоним – *плазматическая мембрана*.

\*Термин впервые был предложен Джеймсом Плоу (Plowe J. Q., 1931).

\*\*Это название периферического слоя протопласта ввели в ещё 1855 г. немецкие ботаники Карл Негели и Карл Кремер (Nägeli C., Cramer C., 1855).

\*\*\*В растительных клетках плазмалемма находится под клеточной оболочкой.

**Плазмалогены.** От англ. *plasmalogens* – *порождающий род* (в системе классификации относящийся к роду), где греч. *plasma* – *нечто вылепленное* и *gepa* – *порождать*. Общее название фосфолипидов (глицерофосфолипидов\*) организма, входящих в состав плазматической мембраны и других биологических мембран. Первые два фермента, участвующие в реакциях синтеза *плазмалогенов* содержатся в пероксисомах (см. **Пероксисомы**).

\*Глицерофосфолипиды, в которых глицерин несёт 1-алкинил-эфирную группу.

**Плазма крови.** От греч. *plasma* – *нечто вылепленное, оформленное*. Жидкая часть крови, содержащая фибриноген, альбумин, различные классы глобулинов и многие другие вещества. У плазмы очень высокая подвижность, она всё время приходит или уходит, поскольку сосудистая стенка для неё представляет своеобразное сито, через которое и проходит плазма.

**Плазматические клетки.** От греч. *plasma* – *нечто вылепленное* и *kytos* – *клетка*. Зрелые клетки иммунной системы, продуцирующие антитела и возникающие из стимулированных антигенами *плазмобластов* (антителопродуцирующих В-лимфоцитов или лимфобластов). В процессе иммунного ответа плазмциты претерпевают молекулярные перестройки в области генов, ответственных за образование антител (*соматическое гипермутирование*), вследствие чего становятся генетически отличными от остальных клеток организма. Лишены способности экспрессировать рецепторы иммуноглобулинов (Fc-рецепторы), в результате чего

характеризуются постоянным и высоким уровнем биосинтеза антител. Способность плазмоцитов синтезировать огромные количества антител обеспечивается высокоразвитой системой гранулярной эндоплазматической сети (см. **Клональная селекция, Лимфобласты, Соматическое гипермутирование**). Синоним – *плазмоциты*.

**Плазмаферез.** От греч. plasma – *нечто вылепленное, оформленное* и pheresis – *перенос* (phero – *нести*). Процедура очищения крови путём осаждения центрифугированием форменных элементов с последующей их реинфузией в солевом растворе или плазмазамещающей жидкости. Плазмаферез приводит к снижению содержания собственных белков плазмы.

**Плазмидная несовместимость.** Невозможность существования в одной бактериальной клетке различных плазмид (см. **Плазмиды**).

**Плазмиды\*.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и eidos – *сходство, вид, подобие*. Небольшие кольцевые внехромосомные (экстрахромосомные, внегеномные)\*\* молекулы ДНК, способные к автономной репликации. Эти дополнительные детерминанты наследственности, обнаружены у бактерий, отдельных видов высших животных и растений, у дрожжей и водорослей, а также в митохондриях эукариотических клеток. Наиболее характерная особенность бактериальных плазмид заключается в том, что они способны к бесконечно долгому поддержанию и воспроизведению в автономной, независимой от остального генетического материала форме. Некоторые бактериальные плазмиды могут включаться в геном клетки или снова выходить из него. Различают *трансмиссивные* (способные переходить из клетки в клетку) и *нетрансмиссивные* плазмиды. У бактерий различные плазмиды обеспечивают метаболические и вирулентные свойства, а также устойчивость к антибиотикам. Типичные и наиболее хорошо изученные плазмиды – это фактор F\*\*\* (и его варианты F'), факторы лекарственной резистентности (иначе, факторы R), а также факторы *бактериоциногении* (см. **Бактериоцины**), факторы, контролирующие синтез *энтеротоксина* (Ent) (см. **Энтеротоксины**) и определяющие гемолитическую активность (Hly) (см. **Стрептокиназа**).

\*Термин “плазида” был введён в 1952 г. американским генетиком Джошуа Ледербергом (J. Lederberg, p.1925), получившим Нобелевскую премию в 1958 году. В 50-60-е годы XX века плазмиды называли *эписомами* (см. **Эписомы**).

\*\*Дополнительные по отношению к геному бактериальной клетки генетические структуры. Их потеря не отражается на процессах жизнедеятельности клетки.

\*\*\*Одна из первых открытых плазмид, получившая обозначение от первой буквы лат. слова fertilis – *оплодотворяющий*. Содержит гены-tra, необходимые для переноса ДНК из бактерии-донора в бактерию-реципиент (transfer-genes), гены, необходимые для репликации и сайты встраивания в бактериальную хромосому, так называемые инсерционные

последовательности (IS-элементы – два IS3, один IS2 и один элемент  $\gamma\delta$ ). Встраивается в различные участки бактериальной хромосомы за счёт кроссинговера между гомологичными последовательностями IS-элементов.

**Плазмиды агропиновые.** Плазмиды, присутствующие в бактериях *Agrobacterium tumefaciens* и несущие гены синтеза опинов агропиновой группы (см. **Опин**).

**Плазмиды F.** От лат. *fertilis* – *плодовый*. Плазмиды, поддерживающие конъюгацию. Могут быть интегрированными в бактериальную “хромосому”, или существовать в свободном состоянии в клетке. Синоним – *половые эписомы*.

**Плазмиды нопалиновые.** Разновидность плазмид T<sub>i</sub>, присутствующие в бактериях *Agrobacterium tumefaciens* (см. **Плазмиды T<sub>i</sub>**). Содержат гены для синтеза нопалина – одного из опинов. Вызывают у цветковых растений опухоли, представляющие собой разновидности корончатых галлов.

**Плазмиды октопиновые.** Плазмиды, присутствующие в бактериях *Agrobacterium tumefaciens*, которые обеспечивают синтез опинов *октопинового* типа. Вызывают образование наростов (опухолей) у цветковых растений (см. **Галлы корончатые**).

**Плазмиды Ri.** Плазмиды, обнаруженные у бактерий *Agrobacterium tumefaciens*, несущие гены, вызывающие у растений развитие заболеваний, похожих на корончатые галлы.

**Плазмиды T<sub>i</sub>\*.** Плазмиды, обнаруженные у бактерий *Agrobacterium tumefaciens* и несущие гены, индуцирующие образование корончатых галлов у растений (см. **Галлы корончатые**). Разновидностью плазмиды T<sub>i</sub> являются *нопалиновые* плазмиды, содержащие гены, обеспечивающие синтез *нопалина*. Необычная способность *Agrobacterium* заражать растения своими кольцевыми T<sub>i</sub>-плазмидами, была обнаружена совершенно случайно. Эти бактериальные плазмиды, попав в клетку растения, встраивают себя в её геном. Отсюда бактерии *Agrobacterium* являются уже готовыми природными векторами для переноса генов в чувствительные растения\*\*. С помощью T<sub>i</sub>-плазмид в 1983 г. впервые был получен генномодифицированный табак, а затем петуния и хлопок.

\*Сокращения от лат. *tumor* – *вздутие, опухоль* и *inductio* – *выведение, представление*.

\*\*Следует отметить, что злаковые растения устойчивы к *Agrobacterium*.

**Плазмин.** От греч. *plasma* – *нечто вылепленное, оформленное*. Фермент, активирующийся в кровяном сгустке и гидролизующий (растворяющий) сгусток фибрина. Другими словами, активная форма *плазминогена* (одного из глобулинов плазмы), представляющая собой сериновую протеазу, обеспечивающую тромболитический процесс – процесс растворения кровяного сгустка (иначе, *фибринолиз*). Плазмин гидролитически отщепляет от фибрина растворимые пептиды, которые,

в свою очередь, тормозят действие тромбина (см. **Тромбин**). Конвертация пламиногена в активный плазмин осуществляется *активатором пламиногена* или *фибринолизоксиной* (см. **Пламиноген**). Синоним – *фибринолизин*.

В раневом сгустке плазмин активирует также несколько расположенных рядом металлопротеиназ матрикса (ММП), обеспечивающих реформирование ткани, в процессе заживления раны.

**Пламиноген.** От греч. plasma – *нечто вылепленное, оформленное* и genan – *порождать*. Глобулин плазмы крови с М.м. 81 kDa, превращающийся под действием *фибринолизоксины* в активную форму фермента, носящего название *плазмин*. Синоним – *профибринолизин* (см. **Активаторы пламиногена, Плазмин, Лизокиназа**).

**Плазмобласты.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и blastos – *росток*. Клетки – предшественники плазмоцитов, способные к интенсивной пролиферации и возникающие в процессе дифференцировки В-лимфоцитов (см. **Плазматические клетки**).

**Плазмогамия.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и gamos – *брак* и -ia – *условия*. 1. Слияние нескольких клеток при сохранении обособленности ядер в общей цитоплазме. Процесс образования плазмодия. Синоним – *пластогамия*. 2. Слияние цитоплазмы вегетативных (соматических) клеток у сумчатых и базидиальных грибов в процессе полового размножения, протекающего в виде *соматогамии* (см. **Соматогамия**). 3. У дрожжей первая стадия полового процесса, при которой происходит слияние вегетативных гаплоидных клеток двух типов *a* и *α*, ведущих себя как гаметы. На втором этапе происходит слияние ядер – *кариогамия* (от греч. karyon – *ядро ореха*) с образованием диплоидного ядра.

**Плазмодёсны.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и греч. desmos – *связка*. Тип межклеточных связей у растений. Цитоплазматические соединения шириной 100–200 нм между дочерними растительными клетками, пронизывающие клеточную оболочку. Представляют собой тонкие трубчатые цитоплазматические каналы, соединяющие соседние клетки и проходящие через клеточные стенки, разделяющие клетки. В результате гиалоплазма соседних клеток оказывается соединённой, а сами клетки объединяются в структуру, напоминающую *синцитий*. Сохраняются при образовании примордиальной и первичной стенки. Через них проходит тяж цитоплазматического ретикулума, получивший название *десмотубула*. При образовании вторичной стенки плазмодёсны лежащие группами объединяются в виде *поровых полей* между клетками. Синоним – *цитоплазматические мостики*.

**Плазмодии.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и eidos – *сходство, вид*. 1. Морфологически крупные цитоплазматические образования, содержащие множество ядер, образованные в результате многократного их деления без последующего разделения цитоплазмы, или образованные путём слияния многих клеток (процесс *плазмогамии*). Настоящее

многоядерное вегетативное тело, которое возникает в результате слияния множества отдельных клеток, имеют слизистые грибы *миксомицеты* (слизевики). Такие тела могут медленно (2 мм/ч) перемещаться по субстрату, переползая или, буквально, перетекая с места на место. (Могут иметь огромные размеры от 1 до 3 м в диаметре.)  
2. Систематическая группа простейших, в которую входит возбудитель малярии (*Plasmodium*). Взрослая форма возбудителя малярии, например, *Plasmodium falciparum* – возбудитель тропической малярии (см. **Малярия**).

**Плазмодий.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и eidos – *вид*. Вегетативное тело миксомицетов.

**Плазмолиз.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и lysis – *растворение (разложение)*. 1. Отделение протоплазмы от клеточной оболочки в гипертоническом растворе в результате её сжатия, вызванное потерей воды за счёт процесса обратного осмоса. Явление, характерное только для живых клеток, имеющих клеточную оболочку. 2. Под термином *плазмолиз* понимают также процесс, аналогичный гемолизу эритроцитов, когда в результате отёка клетки (вследствие увеличения проницаемости для воды) плазмалемма разрывается и содержимое клетки вытекает наружу, исключая крупные клеточные органеллы.

**Плазмон.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и суффикса on (om) – *совокупность* (по аналогии с *геномом, транскриптом* и т. д.). Совокупность генетического материала структурных элементов клетки (митохондрий, пластид). Внеядерные факторы наследственности. Синоним – *цитоплазматическая наследственность*.

**Плазморексис.** От греч. plasma – *нечто вылепленное* и rhexis – *разрыв*. Распад цитоплазмы клетки на отдельные фрагменты при некрозе.

**Плазмоцитоз.** От греч. plasma – *нечто вылепленное*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Присутствие плазматических клеток в циркулирующей крови, а также тканях и экссудате.

**Плазмоцитома.** От греч. plasma – *нечто вылепленное*, kytos – *клетка* и oma – *вздутие, опухоль*. Миеломная болезнь (онкологическое заболевание крови).

**Плазмоциты.** От греч. plasma – *нечто вылепленное*, kytos – *клетка*. См. **Плазматические клетки**.

**Плакины.** От англ. plaque – *пластинка, плашка* и греч. protein – *белок*. Семейство больших многофункциональных линкерных\* белков цитоскелета, взаимодействующих с белками промежуточных филаментов, актиновыми филаментами и микротрубочками (образуют временные ассоциаты). В это семейство входят *десмоплакины\*\**, *плектины\*\*\**, *периплакины* и *энвоплакины*, а также ВРАG1 (ВР230)\*\*\*. Синонимы – *цитолинкерные белки, спектраплакины*.

\*От англ. linker – *связующее звено, сцепление*.

\*\*Основные структурные компоненты десмосом кератиноцитов стратифицированного ороговевающего эпителия.

\*\*\*Локализованы в полудесмосомах. Плектин (от лат. *plecto* – *плести*), взаимодействуя с промежуточными филаментами и микротрубочками, способствует образованию в клетке различных цитоскелетных систем.

**Плакодермы.** От греч. *plakos* – *плоский (равнина)* и *derma* – *кожа*. Вымершие панцирные рыбы.

**Плакодонты (Plakodontia).** От фр. *plaquer* – *обкладывать, накладывать* (в значении *покрывать*) < греч. *plakos*\* – *плоский* и *odontos* – *зуб*. Ископаемые морские пресмыкающиеся (*синаптозавры*).

\*От греч. *plax* (*plakos*) – *равнина* (фр. *plaque* – *плоский, плашка*). Однокоренное латинское слово *planus* – *плоский, ровный*.

**Плакоды.** От греч. *plakos* – *плоский* и *eidos* – *сходство, вид (похожий)*. 1. Локальные утолщения эмбрионального эпителиального слоя, формирующие примордиальные клеточные скопления, из которых в процессе эмбрионального развития в дальнейшем развиваются какие-либо органы или анатомические структуры (см. **Примордиум**). 2. Зачатки органов чувств, закладывающиеся в онтогенезе позвоночных животных.

**Плакоидный.** От фр. *plaquer* – *обкладывать, накладывать* (в значении *покрывать*) и *eidos* – *сходство, вид*. Плакоидная чешуя хрящевых рыб представляет собой округлую пластинку из *остеодентина*\*, состоящую из плоского основания, шейки и коронки, на которой располагается зубец, направленный вершиной назад (так называемые “кожные зубы”). Такая чешуя характерна, например, для акул.

\*Вещество, напоминающее дентин зубов у позвоночных. Плакоидные зубы в своей структуре имеют центральную пульпу (мякоть) и покрыты эмалью.

**Плакорная растительность.** От греч. *plax* (*plakos*)\* – *равнина*. Растительность, покрывающая основные элементы рельефа – относительно ровные водораздельные пространства (плоские водораздельные территории – *плакоры*).

\*От лат. *placoris* – *привлекательность, прелесть* < *placo* – *успокаивать*.

**“Пламенная клетка”.** Элемент выделительной протонефридиальной системы у плоских червей. Мерцательные клетки особой звёздчатой формы, каждая из которых имеет клеточный каналец, внутрь которого обращен пучок ресничек, называемых “ресничное пламя” или “мерцательное пламя”\*. За счёт биения ресничек тканевая жидкость с растворёнными в ней продуктами распада поступает в каналец мерцательной клетки. Многочисленные каналцы мерцательных клеток соединены в общую систему более крупных выделительных каналцев, открывающихся на поверхности тела червя *экскреторными отверстиями*.

\*Реснички постоянно двигаются, напоминая колышущееся пламя свечи.

**Планарии.** От лат. *Planaria* < *planus* – *плоский*. Ресничные плоские черви, обладающие чрезвычайной способностью к регенерации.

**Планктон.** От греч. plankton – *блуждающий*. Совокупность мелких организмов, обитающих в толще воды. Выделяют *фитопланктон* и *зоопланктон*. Различные виды фитопланктона являются основными фотосинтетиками, лежащими в начале пищевой (трофической) цепи в водоёмах (см. **Зоопланктон, Фитопланктон, Стагнопланктон, Эпипланктон**). Многие планктонные организмы обладают особенностями, позволяющими им удерживаться во взвешенном состоянии. К ним, например, относятся воздушные вакуоли в цитоплазме радиолярий, жировые пузырьки в протоплазме диатомовых, поплавки пиросом, плавательные колокола сифонофор, высокое содержание воды в тканях (около 95 %) у медуз. Парению в воде способствуют и морфологические приспособления, увеличивающие несущую поверхность, такие как, зонтики у медуз, боковые выросты у ноги крылоногих моллюсков (*Pteropoda*), уплощённая форма клеток некоторых диатомовых, листовидная форма парараподиев у полихеты (*Tomopteris*) и т. д.

**Планктонный парадокс.** Название биологического явления, при котором широкое видовое разнообразие организмов не соответствует узкому разнообразию жизненных ресурсов.

**Планогаметы.** От греч. plankton – *блуждающий* и *гаметы*. Жгутиковые подвижные половые клетки у некоторых растений.

**Планта.** От лат. planta – *стопа, подошва* (pedis) (англ. plantar – *подошвенный*)\*. 1. Подошва. 2. В энтомологии – первый членик лапки. 3. Саженец, рассадка, прививок, привой, а также взрослое растение.

\*Plantago – подорожник (растение). Используется в народной медицине как средство, ускоряющее заживление ушибов, гнойников и ран.

**Плантарий.** От лат. plantarium – *молодые деревья* (planta – *саженец*). Питомник (рассадник) молодых деревьев.

**Плантация.** От лат. plantatio – *посадки* (насаждения) < planto – *сажаю* (planta – *саженец*). Большой участок земли, используемый под отдельные с/х культуры.

**Планула.** От лат. planum – *плоскость* (planus – *плоский*). Плоская по форме, покрытая ресничками, подвижная двухслойная личинка кишечнорастных животных (низших *Metazoa*, например, кишечнополостных), обеспечивающая их расселение. Планула имеет полость, но лишена ротового отверстия. После непродолжительного периода свободного плавания личинка оседает на дно и превращается в молодого полипа. У неё окончательно формируется гастральная полость, прорывается ротовое отверстие, и отрастают щупальца (см. **Сцифостома**).

**Пластидом.** От греч. plastos – *сформированный, оформленный, вылепленный*, eidos – *сходство, вид* и om – *совокупность* (как, например, в словах *геном* и *протеом*). Термин для обозначения всей совокупной популяции пластид (полной совокупности пластид) в растительной клетке.

**Пластиды.** От греч. plastos – *сформированный, вылепленный* и eidos – *сходство, вид*. Сложные двухмембранные органоиды растительных

клеток. В зависимости от наличия, или отсутствия окраски, подразделяют на *лейкопласты*, *хлоропласты* и *хромопласты*\*. Размножение пластид связано с репликацией ДНК и последующим делением пропластиды или хлоропласта надвое. У высших растений способность хлоропластов к делению падает с увеличением возраста хлоропласта. Пропластиды могут возникать путём отпочковывания от хлоропластов. При половом размножении пропластиды, в отличие от митохондрий, у одних растений передаются только яйцеклеткой, а у других – обеими гаметами.

\*Подразделение провёл немецкий цитолог Шимпер (Schimper A. F. W., 1885).

**Пластогамия.** От греч. *plastos* – *сформированный, вылепленный*, *gamos* – *брак* и *-ia* – *условия*. Слияние одноклеточных организмов с образованием многоядерного синцития.

**Пластоглобулы.** От греч. *plastos* – *сформированный, вылепленный* и лат. *globulus* – *шарик*. Округлые, обычно пигментированные образования, состоящие из липидов (главным образом, гликолипидов), откладывающихся в строме пластид в результате *темновых реакций* фотосинтеза. Цвет пластоглобул обусловлен *каротиноидами* (пигментами красного, оранжевого и жёлтого цветов), растворёнными в каплях жира. Кроме каротиноидов содержат различные хиноны, такие как пластохинон, филлохинон (витамин K<sub>1</sub>) и токоферилхинон (витамин E).

**Пластохинон.** От греч. *plastos* – *сформированный, вылепленный* и *хинон*. Компонент цепи переноса электронов, содержащийся в хлоропластах. По строению и функциям близок к убихинону (см. **Убихинон**). Антиоксидантный препарат В. П. Скулачёва SKQ1\* содержит молекулу пластохинона.

\*Показано, что SKQ1 увеличивает продолжительность жизни мышей с нокаутированным геном *TP53*, а также предотвращает развитие катаракты и дистрофии сетчатки у быстро стареющих мышей, выведенных Барбарой Кэннон.

**Пластохрон.** От греч. *plastos* – *сформированный, вылепленный* и *chronos* – *время*. Отрезок времени между двумя появляющимися на конусе нарастания зачатками листьев. *Пластохрон* отражает интенсивность ростовых процессов в меристеме у разных видов растений.

**Пластрон.** От фр. (англ.) *plastron* – *манишка, нижний щит черепахи* < итал. *plastrone* – *кольчуга*. 1. Брюшной щит панциря у современных черепах (см. **Карапакс**). Интересно отметить, что обнаруженные недавно останки древнейших водяных черепах, живших около 220 млн. лет назад в прибрежных водах современного Китая, имели только брюшную часть панциря (*полупанцирные черепахи*). Считается, что брюшной панцирь образовался из разросшихся рёбер. 2. Слой воздуха, удерживаемый на теле водных насекомых, и обеспечивающий их дыхание.

**Пласты.** От греч. *plastos* – *сформированный, вылепленный*. Общее название органелл, чётко отграниченных от остальной цитоплазмы оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран. К таким органеллам

относятся ядерная оболочка, окружающая ядро, митохондрии и в растительных клетках различные пластиды. Все пласты содержат ДНК (в виде хроматина в ядре или в виде кольцевых молекул в митохондриях и пластидах).

**Платигельминты.** От стар. фр. *plat* – *плоский объект* < греч. *platys* – *широкий* и греч. *helmins* (*helmentos*) – *червь*. Общее название двусторонне симметричных плоских червей, не имеющих истинной полости тела. Относятся к субклассу *Cestoda* (цестод, или ленточных червей) класса *Cestoidea* и субклассу *Digenea* (сосальщикообразные), класса *Trematoda* (трематод).

**Платиспермы.** От греч. *platys* – *широкий* и *sperma* – *семя*. Родовое название зонтичных растений с плоскими семенами.

**Платицефалия.** От стар. фр. *plat* – *плоский объект* < греч. *platys* – *широкий* и *kerphale* – *голова*. Морфологическая аномалия развития черепа – плоскоголовость.

**Плацебо.** От лат. *placere* – *нравиться* (*placibilis* – *привлекательный*). Лекарство-пустышка – нейтральное соединение, по внешнему виду похожее на лекарство, но обладающее психотерапевтическим эффектом (эффект плацебо)\*. Показано, что при всех патологиях, даже, если пациент знает, что лекарство не содержит действующего начала, у некоторых пациентов проявляется эффект плацебо. Нельзя также забывать и о естественном выздоровлении (*natural evolution*). При тестировании новых лекарственных препаратов в рандомизированных исследованиях в качестве контроля используют *плацебо*. При этом считается, что если лекарственный препарат проявляет на 10–30% больший эффект, чем плацебо, он перспективен для использования в клинических целях. Обычно плацебо выписывается тяжело больному человеку с психотерапевтической целью. Антоним – **ноцебо** (от лат. *posse* – *вредить*).

\*Эффект плацебо впервые был обнаружен во время Первой мировой войны, когда при нехватке морфина раненым вводили обычный физраствор и, тем не менее, у 1/3 из них проявлялся эффект обезболивания.

**Плацента.** От лат. *placenta* – *лепёшка*. 1. *Непостоянный* (децидуальный) орган зародышевого происхождения у плацентарных млекопитающих\*, в короткий период своего существования обеспечивающий метаболический обмен между плодом и организмом матери\*\* (у человека приток в плаценту материнской крови начинается на 10–12 неделе после оплодотворения, а до формирования плаценты зародыш получает питательные вещества из секретов, выделяемых трансформированным эндометрием матки) (см. **Децидуальный**). Плацента – это парадоксальный орган, который обеспечивает тесное соединение и одновременно изоляцию организма матери и плода. Основная функция *плаценты* – передача питательных веществ, жидкости и кислорода развивающемуся плоду, а продуктов обмена веществ от плода – матери. Одновременно плацента играет и защитную роль, обеспечивая так

называемый “гематоплацентарный барьер”, который, к сожалению, преодолевают некоторые вирусы, например, вирус Зика, а также определённые токсические вещества, такие как алкоголь. У плаценты есть и важные регуляторные функции, обеспечивающие поддержку беременности. Она синтезирует ряд гормонов, таких как *прогестагены*, *хорионический гонадотропин релаксин* и *плацентарный лактоген* (см. **Плацентарный лактоген человека (ПЛЧ)**). Удивляет способность плаценты “договариваться” с иммунной системой женского организма, которая относится к плаценте вполне лояльно, даже помогая на ранних этапах её формированию (кроме того, Т-киллеры и макрофаги матери участвуют в удалении плодных отходов и способствуют *ремоделированию* маточных сосудов). Интересно также отметить, что плацента в условиях воздействия на женский организм внешних стрессовых факторов стимулирует рост мужского плода, а в случае женского плода повышает его выживаемость, включая экспрессию соответствующих генов. Наконец, плацента влияет на нейрологическое развитие плода (формирование мозга плода), продуцируя *серотонин*, который необходим для раннего развития переднего мозга плода.

Плацента состоит из эмбриональной части (*chorion frondosum*)\*\*\*, и материнской части (изменённой слизистой оболочки матки – *decidua basalis*, или децидулы), в которую *инвазируется* плодный пузырь (см. **Синцитиальный трофобласт, Трофобласт, Хорионические ворсинки**). Сформировавшаяся *плацента* имеет форму диска диаметром 18–20 см и массу 450–600 г. Экспериментально доказано, что за развитие плаценты отвечают отцовские гены плода, тогда как материнские гены – за развитие самого эмбриона\*\*\*\*. Такое распределение обязанностей геномов лежит в основе явления, называемого *импринтингом генов* и обусловлено взаимодействием эпигенетической системы и генома (см. **Импринтинг генов (половой), Гены импринтированные, Проядра**). Возникновение в процессе эволюции плаценты позволило быстрее и эффективнее передавать питательные вещества от матери плоду, что привело к увеличению скорости обмена веществ и лучшему развитию мозга у млекопитающих по сравнению с другими группами животных (см. **Сумчатость, Терии, Эутерии**). Интересно отметить, что многие ассоциированные с раком гены кодируют белки, которые образуются и в быстро пролиферирующих тканях, участвующих в репродуктивном процессе. К таким тканям как раз и относится плацента (недаром для плаценты характерен агрессивный инвазивный рост). Описаны патологические случаи, при которых плацента прорастает в более глубокие слои матки и далее в кишечник, мочевой пузырь и другие органы брюшной полости, что убивает беременную женщину. Синоним – “*детское место*”. 2. В ботанике, *плацента* – место прикрепления семяножки к стенке завязи (семяносец).

\*Плацента формируется также у живородящих хрящевых рыб (например, живородящих акул), а также у бандикутов – единственных сумчатых, имеющих хориоаллантоидную плаценту.

\*\**Романтически-антропоморфный взгляд на плаценту позволяет увидеть в ней орган, отвечающий за насильственную экспроприацию плодом ресурсов из крови матери (орудие паразитизма согласно представлениям Дэвида Хейга (David Haig, 1991, 1993) из Оксфорда). Действительно, в определённом смысле развитие плода у млекопитающих внутри материнского организма – это своеобразная форма паразитизма, часто заканчивающаяся разнородными конфликтами. Бесконфликтность не даёт плоду возможности полноценно развиваться. Именно поэтому отцовская часть генома плода, как чуждая геному матери, и отвечает за отъём питательных веществ от организма матери, детерминируя выделение гормонов, повышающих давление, усиливающих кровотоки и поднимающих уровень сахара в крови матери. При диабете уровень сахара в крови матери, наоборот, падает до нормального из-за повышенной его утилизации плодом и активности плодного инсулина. Поэтому из-за избытка доступного плоду сахара матери-диабетички рождают очень крупных детей.*

*Вполне возможно, что сумчатость и раннее рождение детёнышей у некоторых представителей тасманийско-австралийских и южно-американских животных\*\*\*\* – это одно из направлений эволюции, дающее определённые преимущества. Сумчатость – это способ, при котором удаётся избежать иммунологического конфликта между организмами плода и матери.*

*Уже известно, что эволюционные пути предков плацентарных и сумчатых млекопитающих разошлись примерно 180 млн. лет назад. В результате у сумчатых оказалась более совершенная иммунная система, имеющая уникальный T-рецептор, которого нет ни у одного плацентарного животного (показано опять же на примере *Monodelphis domestica*, геном которого был расшифрован в 2007 г.), но при этом, по каким-то неведомым причинам, сумчатые животные в среднем живут значительно меньше, чем плацентарные. Тот же опоссум к двухлетнему возрасту обычно умирает в состоянии глубокой старости. Кстати, опоссум – это единственное животное, у которого, как и у человека, развивается меланома (см. **Меланома**).*

\*\*\*От греч. chorion – укрепление (в данном случае оболочка) и лат. frondosum – богатый листьями, одевающий листвой.

\*\*\*\**Определённые отцовские гены способствуют росту и большей эффективности функционирования плаценты в отъёме у материнского организма питательных веществ. Именно поэтому при пузырьном заносе формируется большая плацента (см. **Пузырный занос, Хориоаденома**). Интересно также отметить, что при трисомии по 2-ой хромосоме нарушение кариотипа приводит к тому, что клетки раннего эмбриона формируют внешне нормальную плаценту и некоторые оболочки зародыша,*

но не могут образовать тело зародыша. Если же оплодотворённая яйцеклетка получает две копии 14-ой хромосомы от отца, формируется очень большая плацента, а ребёнок рождается с различными дефектами, включая дефект брюшной стенки.

\*\*\*\*Например, вся беременность у родственника кенгуру южно-американского опоссума *Monodelphis domestica* длится всего 14 дней, а остальное развитие плода проходит уже в сумке.

**Плацентарный лактоген человека (ПЛЧ).** Иначе, *соматомаммотропин* – гормон, секретируемый трофобластами (см. **Цитотрофобласты**). Как и гормон роста (*соматотропин*) вызывает гипергликемию и периферическую инсулинорезистентность – отвлечение глюкозы от периферических тканей матери в плод.

**Плацентация.** От англ. placentation < лат. placenta – *лепёшка* и греч. - ia – *условия*. 1. Образование плаценты, а также критический период в развитии плода (3–6 недели), связанный с формированием плаценты. 2. Тип строения плаценты, например, плацента париетальная (пристеночная), маргинальная (краевая) и плацента осевая (с центральной плацентацией). 3. В ботанике – процесс соединения семязачатка с плодолистиком (место соединения – *плацента*).

**Плацентоцентез.** От греч. placenta – *лепешка* и kentesis – *прокол, пункция* (puncture). Взятие путём прокола ткани плаценты с диагностическими целями.

**Плевра.** От греч. pleura – *бок, ребро*. Соединительнотканная (серозная) оболочка, отделяющая лёгкие от стенок грудной клетки и состоящая из двух листков, между которыми имеется тонкая плевральная полость (щель). Наружный листок (*пристеночная, париетальная* плевра) покрывает изнутри грудную клетку, а внутренний (*висцеральная* плевра) покрывает лёгкие снаружи.

**Плеврит.** От греч. pleura – *бок* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление плевры. Различают жидкий (серозный, серозно-фибринозный, с обильным выпотом плевральной жидкости), сухой плеврит (адгезивный) и гнойный (плеврит с эмпиемой).

**Плевробранхий.** От греч. pleura – *бок, ребро* и bronchos – *горло, трахея*. Анатомическая жаберная структура у ракообразных, например, у речного рака *Astacus astacus* (см. **Артробранхий, Подобранхий**).

**Плевромитоз.** От греч. pleura – *бок* и *митоз*. Наиболее простой тип митоза, характеризующийся образованием полуверетён. При *закрытом плевромитозе*, когда расхождение хромосом происходит без разрушения ядерной оболочки, в качестве центров организации микротрубочек (ЦОМТ) участвуют особые структуры клетки – *полярные тельца*, расположенные на внутренней стороне ядерной оболочки. Такой тип митоза характерен для грибов (аскомицетов, миксомицетов, дрожжей, зигомицетов, хитридиевых, оомицетов) и простейших. При *полузакрытом плевромитозе* ядерная оболочка разрушается только на полюсах сформированного веретена.

**Плевромутилин.** Антибиотик нового поколения, синтезируемый грибом клитопилусом (*Clitopilus passeckerianus*, из рода вёшенок), подавляющий биосинтез белка у бактерий, устойчивых к другим видам антибиотиков (например, у метициллин-устойчивого стафилококка). Получен ряд производных плевромутилина, которые синтезируют разные линии генномодифицированного плесневого гриба *Aspergillus oryzae*, в который были перенесены семь генов, ответственных за синтез антибиотика у клитопилуса. Новые соединения – полусинтетические производные плевромутилина используются в ветеринарии и недавно вышли на рынок для клинического применения в медицине.

**Плейоморфный.** От греч. *pleios* – более многочисленный и *morphe* – форма. Буквально, разнообразный по форме.

**Плейоморфизм (плеоморфизм).** От греч. *pleios* – более многочисленный, *morphe* – форма. Интересное только с исторической точки зрения устаревшее учение, объясняющее разнообразие типов бактерий, согласно которому бактерии обладают огромной биологической пластичностью и могут принимать любую из множества морфологических форм, а также приобретать любую физиологическую функцию. После того, как микробиологи научились получать чистые культуры из отдельных бактерий, представления о высокой пластичности бактерий исчезли, и плеоморфизм уступил место мономорфизму, постулировавшему неизменность каждого типа бактерий. Однако практические бактериологи постоянно сталкивались с внезапными изменениями свойств у бактерий, что породило представления о феномене *диссоциации\**. Для примирения представлений о диссоциации с мономорфизмом в конце 20-х годов была выдвинута теория о циклогенной, или онтогенной форме развития в жизненном цикле бактерий. И только голландский ботаник и микробиолог Мартин Виллем Бейеринк (M. W. Beijerinck, 1856–1931) первым понял, что изменчивость бактерий может быть вызвана генными мутациями.

\*Термин был предложен в 1921 г. П. де Крайфом для обозначения явления взаимопревращения пневмококков, образующих гладкие и шероховатые колонии (см. **Трансформация**).

**Плейоморфоз (плеоморфоз).** От греч. *pleios* – более многочисленный, *morphe* – форма и *-osis* – состояние. 1. Тип полиморфизма у ржавчинных грибов, при котором плодовые тела и споры, развивающиеся на разных хозяевах, различаются по внешнему виду и физиологическим особенностям. 2. Термин используется также для обозначения наличия в жизненном цикле одного вида гриба различных типов бесполого спороношения. Такие сложные жизненные циклы, включающие несколько типов спороношений со сменой хозяев, имеют некоторые ржавчинные грибы. Плейоморфоз известен также у аскомицетов, у базидиальных и у некоторых несовершенных грибов. 3. Многообразие личиночных форм у одного вида организмов, например, у *дигенетических сосальщиков*.

**Плейотипический ответ.** От греч. pleios (pleon) – *больше* и typos – *отпечаток, форма, образец*. Серия быстро протекающих множественных структурных и функциональных изменений в покоящихся клетках, возникающих в ответ на действие митогенного стимула (фактора роста). Развивается в ранний пререпликативный период (см. **Пререпликативный период**). Синоним – *плейотропный ответ*.

**Плейотропия\*** (**плейотропность**). От греч. pleios – *более многочисленный, больше*, tropos – *поворот, направление, изменение* и -ia – *условия*. Буквально, *множественность эффектов*. 1. Термин для обозначения способности одного гена воздействовать на развитие сразу нескольких непосредственно не связанных между собой признаков. Другими словами, плейотропия – это зависимость развития нескольких признаков от одного гена. Также хорошо известно, что почти каждое моногенно детерминируемое наследственное заболевание характеризуется целым комплексом симптомов, называемым *синдромом*, с вовлечением в патологический процесс различных тканей, органов и функциональных систем (см. **Синдром**). Плейотропны по своей природе и генетические дефекты (мутации)\*\*. 2. Плейотропность – это *разнообразные проявления наследственности*, связанные с работой многих генов (см. **Генокопирование**). Типичный пример плейотропного заболевания, не связанного с конкретным геном, – астма. Синонимы – *политопия, полифения*.

\*Термин впервые был предложен в 1910 г. немецким генетиком Людвигом Плэйтом (L. Plate).

\*\*Например, если ген, кодирующий фермент, катализирующий синтез гомосерина, мутирует, то прекращается также синтез треонина, изолейцина и метионина. Плейотропное действие гена проявляется и тогда, когда какой-либо продукт необходим в различных частях организма и отвечает за проявление разных признаков.

**Плейотропный ответ.** От греч. pleon – *больше* и tropos – *направление, поворот* (способ). Неоднозначный ответ клетки (см. **Плейотипический ответ, Плейотропия (плейотропность)**).

**Плейотрофин.** От греч. pleon – *больше*, trophe – *питание* и protein – *белок*. Белок млекопитающих, вовлеченный во многие метаболические процессы и, в частности, способствующий образованию *остеобластов*, которые превращаются в *остеоциты* – клетки, образующие костную ткань. Показано, что повышенная продукция плейотрофина у трансгенных мышей\* препятствует развитию у них остеопороза (потери костной ткани) в условиях микрогравитации (невесомости) в космосе. Эта проблема чрезвычайно актуальна для космонавтов, находящих длительное время на МКС и теряющих за экспедицию от 20 до 30 % костной ткани.

\*Трансгенным мышам была внедрена генно-инженерная конструкция, содержащая ген плейотрофина под контролем промотора человеческого гена плейотрофина.

**Плейохазий.** От греч. pleon – *больше* и chazo – *делю*. Соцветие *цимоидного* типа, в котором от каждой оси отходят несколько осей следующей генерации (многолучевой верхоцветник, например, как у молочая). Синоним – *ложный зонтик*.

**Плейриты.** От греч. pleura – *бок, боковая сторона, ребро*. Боковые парные склериты сегментов туловища у членистоногих (см. **Склериты, Стерниты**).

**Плейроподии.** От греч. pleios – *более многочисленный* и podos (pes) – *нога*. Эмбриональные структуры у насекомых, формирующиеся из придатков первого брюшного сегмента. Обычно обеспечивают секреторную функцию или преобразуются в псевдоплаценту, обеспечивающую питание эмбриона за счёт материнского организма.

**Плейстон.** От греч. plein – *плавание, плавать на корабле*. Совокупность водных организмов, обитающих на поверхности воды или полупогружённых (организмы поверхностных вод).

**Плейстоцен.** От греч. pleistos – *наибольший* и kainos – *новый*. Средняя из трёх эпох, на которые подразделяют четвертичный период, или второй отдел четвертичного периода, нижнее подразделение *антропогена*; характеризуется появлением большого количества новых биологических форм, откуда и возникло название.

**Плексус.** От лат. (англ.) plexus (греч. plexis) – *сплетение, плетение* < plexum (plecto, plexi) – *плести, сплести*. Сетевидная анатомическая структура, образованная сплетением нервов или анастомозирующих кровеносных и лимфатических сосудов. Например, брюшное аортальное сплетение.

**Плектенхима.** От лат. plexus – *плетение* и греч. enchyma – *наполняющее, налитое*. Буквально, плетёная ткань. 1. Ложная ткань гриба, состоящая из плотно переплетённых (сближенных) тяжёлой гиф. Плектенхима образует плодовые тела (в бытовом понимании собственно грибы). 2. Сплетение нитей у водорослей.

**Плектин.** От лат. plecto – *плести, сплести* < греч. pleko – *вязать, плести* (plektos – *вязаный, плетёный*) и protein – *белок*. Ассоциированный с промежуточными филаментами белок, участвующий в соединении пучков промежуточных филаментов в прочные внутриклеточные сети. Связывает их также с сетями микротрубочек, актиновых микрофиламентов и адгезионными структурами десмосом (см. **Промежуточные филаменты (ПФ), Плакины**). Противостоит любому механическому воздействию на клетки. Относится к факультативным, а не основным белкам промежуточных филаментов. Однако, мутации в гене плектина у человека приводят к тяжёлому сочетанному заболеванию с симптомами буллёзного эпидермолиза, мышечной дистрофии и нейродегенерации (см. **Буллёзный эпидермолиз, Кератины**).

**Плектонемический участок ДНК.** От лат. plecto (plexi) – *плести, сплести* и греч. nema – *нить*. Участок двухцепочечной молекулы ДНК,

на котором цепи образуют двойную спираль (см. **Паранемичекий участок ДНК**).

**Плектостела.** От лат. *plexus* < греч. *plekte* – *плетение* и греч. *stela* – *столб*. Осевой цилиндр проводящей системы стебля плауновидных растений.

**Плеоподы.** От греч. *pleon* – *большой* и *podos* (*pes, pus*) – *нога*. Брюшные ножки у ракообразных.

**Плерома.** От греч. *pleroma* – *полнота, обилие, множество*. Внутренний слой первичной ткани в верхушечной зоне роста растений (апексе), например, в первичной структуре корня. Из плеромы формируется центральный осевой цилиндр – *стела*.

**Плероцеркоид.** От греч. *pleres*\* – *полный, законченный*, *kerkos* – *хвост* и *eidos* – *сходство, вид*. Одна из личиночных стадий развития цестод (ленточных червей). Развивается из *процеркоида* второго промежуточного хозяина, которым обычно служат рыбы. Плероцеркоид (состоящий из сколекса (головки) и зачаточной стробилы) превращается во взрослого червя при попадании в тело окончательного хозяина, которым может быть человек, собака, кошка.

\*От греч. *pleroma* – *полнота*.

**Плетора.** От греч. *plethora* – *наполнение, полнокровие*. Избыточное кровенаполнение сосудистого русла. Аномально повышенный объём крови, полнокровие, сопровождающееся высоким уровнем гемоглобина. Например, *плетора* лица при болезни Иценко-Кушинга. С точки зрения поддержания гемодинамики анемия значительно лучше, чем плетора, которая может спровоцировать тромбоз. Синонимы – *гиперволемия* (см. **Гиперволемия**), *переполнение*.

**Плиоцен.** От греч. *pleion* – *большой* и *kainos* – *новый*. Самый поздний (молодой) по возрасту отдел третичного периода геологической истории Земли (*неогена*); следует за *миоценом* и предшествует четвертичному периоду.

**Плод.** У живородящих животных ещё не рождённый организм. У человека плодом считается эмбрион в возрасте восьми недель после зачатия и до момента рождения. До восьми недель – *зародыш* (эмбрион). Синоним (лат.) – *фетус* (см. **Фетус**).

Интересно отметить, что с иммунологической точки зрения плод является аллотрансплантатом, который почему-то не отторгается материнским организмом даже при многочисленных повторных беременностях от одного и того же отца (т. е. при наличии одних и тех же МНС-гаплогрупп, с которыми контактирует иммунная система беременной, а тем более рожаящей женщины). Причина этого явления пока непонятна, поскольку хорошо известно, что антитела против чужеродных МНС-белков плода у матери образуются. Возможно, трофобласт не позволяет материнским Т-клеткам проникать в плод.

**Плоидность.** От греч. *ploos* – *кратность* и *eidos* – *сходство, вид*. Термин для обозначения кратности содержания в клетке ДНК.

Обозначается буквой *n*. Различают гаплоидный ( $1n$ ), диплоидный ( $2n$ ), триплоидный ( $3n$ ) набор и т.д.

**Плотные контакты.** Межклеточные контакты, характерные для однослойных эпителиев, при которых не происходит диффузии молекул в межклеточное пространство. Представляют собой зоны слипания, где внешние слои двух плазматических мембран максимально сближены. Обеспечиваются специальными интегральными белками *окклюдинам* и *клаудинам*. Синонимы – *плотные соединения, запирающие контакты*.

**Плутеус.** От лат. *pluteus* – *щит*. Свободноплавающие личинки у морских ежей (эхиноплутеусы) или офиур (офиоплутеусы) (см. Диплеурула).

**Плюмула.** От лат. *plumula* – *пёрышко* < *pluma* – *перо*. Первая почка зародышевого побега в семени. Формируется из верхушечных частей эмбриона (верхушечной меристемы стебелька).

**Плюрипотентность.** От лат. *pluralis* – *множественный* (*numerus*) и *potentia* – *способность, возможность, сила*. 1. Потенциальная неограниченность в возможностях, а также в развитии. Обладание множественными потенциями, например, способность эмбриональных стволовых клеток (ЭС-клеток, ES-cells) порождать любые клетки, которые присутствуют в организме, кроме клеток плаценты (см. Тотипотентность). 2. В физиологии, способность действовать на несколько органов и тканей.

**Плюрипотентные клетки.** От лат. *pluralis* – *множественный* (*numerus*) и *potentia* – *способность, возможность, сила*. Эмбриональные стволовые клетки (ЭС-клетки), способные образовывать ткани любого типа при имплантации в живой организм. Другими словами, многоцелевые стволовые клетки, дающие начало всем типам клеток, кроме плацентарных клеток. У человека плюрипотентные стволовые клетки способны давать начало любой из 220 типов дифференцированных клеток будущего организма\*\*. В норме только клетки эмбриона на самых ранних стадиях обладают плюрипотентностью. Эта способность к превращению в любую клетку и послужила основанием для их названия. На более поздней стадии развития эмбриона они превращаются в *мультипотентные* клетки (см. Мультипотентные клетки). Поддержание плюрипотентности ЭС-клеток связано с активностью определённого набора белков (транскрипционных факторов), называемых главными регуляторами (*master regulators*) или факторами Яманаки (см. Факторы Яманаки). ЭС-клетки человека характеризуются повышенной активностью *суперэнхансеров* (*super-enhancers*), которые взаимодействуют с *master regulators*, создавая их высокую концентрацию в зоне связывания, что и поддерживает плюрипотентное состояние ЭС-клеток (см. Суперэнхансеры).

\*Впервые эмбриональные стволовые клетки были получены из мышинных эмбрионов в 1981 г. в Кембридже (Великобритания) М. Эвансом и М. Кауфманом.

\*\*В то же время считается, что только человеческий мозг содержит сотни типов специализированных клеток.

**Плюрипотенция\***. От лат. pluralis – *множественный* и potentia – *способность, возможность, сила*. Название, данное новой клеточной методике, заключающейся в возвращении взрослых соматических (дифференцированных) клеток в эмбриональное состояние (полная дедифференцировка), при котором восстанавливается их способность к повторному превращению в клетки с любым типом дифференцировки. Такие клетки получили название “*индуцированные плюрипотентные стволовые клетки*” (iPSC). Эта методика получения стволовых клеток является альтернативной ранее разработанной технологии получения эмбриональных стволовых клеток путём переноса ядер соматических клеток в энуклеированную яйцеклетку (SCNT)\*\*, с помощью которой было впервые осуществлено клонирование овечки Долли (см. **Клонирование, Тотипотентность**).

\*Методика впервые была разработана в 2006 г. японским исследователем Шиньей Яманакой (Shinya Yamanaka) из Киотского университета.

\*\*Somatic cell nuclear transfer.

**Плюс-цепочный вирус**. Вирус, геном которого представлен в виде кодирующей (смысловой) одноцепочечной ДНК.

**Пневматофоры**. От греч. pneuma – *дуновение* (воздух) и phore – *переносить*. Дыхательные корни древесных тропических растений, обитающих на заболоченных землях. Формируются в процессе отрицательного геотропизма (растут вверх). Например, такие корни есть у мангровых деревьев заболоченных морских побережий.

**Пневмококки**. От греч. pneuma – *дуновение* (относящийся к дыханию) и kokkos – *зёрнышко* (яйцо). Грамположительные патогенные бактерии, например, *Streptococcus pneumoniae*, поражающие дыхательные пути человека и других животных (млекопитающих), у которых они вызывают инфекционное заболевание лёгких – *пневмонию* (откуда и возникло название).

**Пневмония**. От греч. pneumon – *лёгкие* и -ia – *условия*. Обычно тяжело протекающее воспаление паренхимы легких (исключая бронхи) различной этиологии. При пневмонии поражённые части лёгкого уплотняются, что хорошо видно на рентгенологических снимках, а альвеолярные пространства наполняются клетками крови и фибрином.

**Пневмосклероз**. От греч. pneumon – *лёгкие* < (pneuma – *дуновение воздуха*) и skleros – *твёрдый* (sklerosis – *затвердевание, уплотнение*). Развитие рубцовой ткани в лёгких, являющееся препятствием для нормальной циркуляции крови в малом круге кровообращения.

**Пневмотаксический центр.** От греч. *pneumon* – лёгкие < (*pneuma* – дуновение воздуха) и *taxis* – расположение по порядку. Структура дыхательного центра, нейроны которой располагаются в верхней части *варолиева* моста и контролируют деятельность расположенных ниже центров вдоха (*инспираторного* центра) и выдоха (*экспираторного* центра). Пневмотаксический центр во время вдоха возбуждает центр выдоха, тем самым, обеспечивая ритмическое чередование вдоха и выдоха.

**Пневмоторакс.** От греч. *pneumon* – лёгкие и *thorax* – грудной, относящийся к грудной клетке. Ранение или вскрытие грудной полости, приводящее к проникновению воздуха в плевральную щель, в результате чего происходит спадение лёгкого. Открытый двусторонний пневмоторакс без своевременно проведённой искусственной вентиляции лёгких ведёт к смерти.

**Пневмоциты.** От греч. *pneumon* – лёгкие и *kytos* – клетка. Эпителиальные клетки, выстилающие воздушные полости лёгкого. Клетки, характерные для респираторного отдела лёгких.

**Побочный синтез ДНК.** Синтез ДНК, происходящий вне синтетического периода (S-периода) клеточного цикла.

**Погонофоры\*.** От греч. *rogon* – борода и *phoros* – несущий (*phoreo* – переносу). Морские глубоководные (донные) черви – индикаторы нефти и газа. Имеют специальные органы-культиваторы симбиотических бактерий-автотрофов, окисляющих метан, за счёт которых и живут (см. **Трофосомы**).

\*Были открыты в 50-е годы XX века советским зоологом А. В. Ивановым (впоследствии академиком), в одной из экспедиций по Тихому океану на исследовательском судне “Витязь”.

**Подагра\*.** Хронический рецидивирующий метаболический артрит (возвратный артрит), обусловленный отложением ультракристаллов уратов (солей мочевой кислоты, в основном, урата натрия) внутри суставов. В основе заболевания лежат нарушения обмена пуринов, обусловленные, главным образом, но не только, дефицитом *гипоксантингуанинфосфорибозилтрансферазы* (ГГФРТ), приводящие к возрастанию концентрации мочевой кислоты в сыворотке крови и тканях. Главные источники образования мочевой кислоты в организме – пуриновые соединения, поступающие с пищей или синтезирующиеся в организме. Подагра – это в основном болезнь мужчин (соотношении мужчин и женщин 20:1), а также людей старшего возраста, поскольку с возрастом нарастает *гиперурикемия* (повышение концентрации уратов в плазме крови). Интересно, что с подагрой, как правило, коррелирует высокий уровень интеллекта и формируется “подагрический тип личности” – люди с высокой социальной и деловой активностью. Уже в древности было известно, что подагра чаще поражает мудрых, чем глупцов\*\*. Давно известно, что подагра имеет наследственную природу и описаны семьи, в которых подагра встречается значительно чаще. Подтверждающим примером тому служит роман немецкого писателя

Томаса Манна (1875–1955) “Будденброки”, который можно назвать “трёхсотлетней историей мочекишечного диатеза” (см. **Псевдоподагра**).

\*Название заболевания имеет греческие корни, где *подош* – *стопа*, *нога* и *αῦρα* – *поимка*. Часто подагру называли поэтически образно “*капканом для ног*”, а также *morbus dominurum* – “*болезнью столиц*”, поскольку подагрики встречались преимущественно в знаменитых столицах древности: Афинах, Риме, Александрии, Константинополе. Когда-то врачи для диагностики заболевания использовали так называемую “*пробу с ниткой*” – нитка, опущенная в сыворотку крови больного подагрой, через 1-2 суток покрывалась кристаллами уратов.

\*\*Подагрой страдали многие выдающиеся люди, например, Александр Македонский, Леонардо да Винчи, Оливер Кромвель, Джероламо Кардано, Уинстон Черчилль.

**Подобранхий.** От греч. *podos* (*pes*) – *нога* и *bronchos* – *горло, трахея*. Анатомическая структура у ракообразных, производная ходильных ног, на которой формируются жабры (см. **Артробранхий**).

**Подология.** От греч. *podos* (*pes*) – *нога* и *logos* – *учение*. Раздел медицины (ангиологии и диабетологии), занимающийся изучением и лечением сосудистых осложнений ног, возникающих при сахарном диабете. Синоним – *подоатр*.

**Подоциты.** От греч. *podos* (*pes*) – *нога* и *kytos* – *клетка*. Эпителиальные клетки внутреннего листка капсулы почечных клубочков. Подоциты прикреплены с помощью подошвенных отростков\* к базальной мембране на наружной поверхности капиллярных клубочков, откуда и получили своё название.

\**Pedicel* – вторичные отростки подоцитов, или ножки (*foot process, footplate*).

**Поздние гены бактериофага.** Гены, которые транскрибируются после начала репликации фаговой ДНК. Кодируют компоненты инфекционных фаговых частиц.

**Позитивные геномы.** Геномы вирусов, состоящие из полинуклеотидных последовательностей, которые могут непосредственно транслироваться в белки, если это РНК-овые геномы. В случае ДНК-ового генома он имеет такую же последовательность, что и соответствующая мРНК.

**Позитура.** От лат. *positura* (*positus*) – *положение, расположение*. Постановка тела.

**Позиционная информация.** От лат. *positio* – *положение, расположение*. Специфическое пространственное распределение макромолекул в зрелой яйцеклетке, переходящее в клетки раннего эмбриона. Представляет собой форму передачи наследственной информации.

**Пойкилобласты.** От греч. *poikilos* – *различный* и *blastos* – *росток*. Ядродержащие эритроидные клетки неправильной формы.

**Пойкилотермность.** От греч. poikilos – *различный, изменчивый* и terme – *тепло, жар* (о температуре тела животных, зависящей в основном от температуры среды.). Холоднокровность, неспособность к поддержанию постоянной температуры тела.

**Пойкилотермные животные.** От греч. poikilos – *различный, изменчивый* и terme – *тепло, жар*. Холоднокровные животные, например, амфибии и рептилии, которые неспособны к самостоятельной терморегуляции (при похолодании их активность снижается вплоть до возможного минимума, а при жаре они прячутся в более прохладные места). Среди пойкилотермных животных существуют три различные категории: 1. *Циклотермные* организмы – те, у которых температура тела совпадает с температурой окружающей среды. 2. *Хемойотермные* животные, способные повышать температуру тела за счёт высокой мышечной активности\*. 3. *Гелиотермные* животные\*\* поднимают температуру тела, греясь на Солнце.

\*Некоторые виды бабочек, например, семейства бражников, прежде чем взлететь, некоторое время вибрируют крыльями.

\*\*К ним относятся многие насекомые (златки, прямокрылые, стрекозы) и рептилии (ящерицы, змеи).

**Пойкилоцитоз.** От греч. poikilos – *различный, пёстрый, разнообразный*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Присутствие пойкилоцитов в периферической крови. Состояние крови, при котором встречаются эритроциты необычной формы и размеров, например, сфероциты, микро- и макроциты (см. **Макроцитоз**, **Микроцитоз**). Пойкилоцитозом сопровождаются *пернициозная анемия* и *талассемия*. Синоним – *пойкилоцитемия* (см. **Пойкилоциты**).

**Пойкилоциты.** От греч. poikilos – *различный* и kytos – *клетка*. Эритроциты неправильной формы.

**Покоящиеся клетки.** Клетки, находящиеся вне митотического цикла, но сохраняющие способность возвращаться к пролиферации под влиянием адекватного стимула. Подавляющее большинство соматических клеток взрослого организма – это покоящиеся клетки, как правило, дифференцированные клетки, выполняющие свои специализированные функции. Покоящиеся клетки характеризуются особым типом метаболизма, обусловленным активацией определённых метаболических процессов, обеспечивающих поддержание состояния пролиферативного покоя и препятствующих несбалансированному росту клеток. Синоним (англ.) – *resting cells*.

**Поксвирусы.** От англ. pox – *сифилис* (устар.) (более точное значение слова – *заболевания, протекающие с кожными высыпаниями*). Семейство *Poxviridae* включает ДНК-содержащие вирусы, реплицирующиеся в цитоплазме заражённых клеток и патогенные для человека и животных. Обладают аффинитетом к кожным тканям. К ним относятся, например, вирусы осповакцины, натуральной оспы, вирус вакцинии, вирус контагиозного моллюска (МСV), вирусы обезьяньей и коровьей оспы (род

*Orthopoxvirus*), инфекционного пустулёзного дерматита (орфа вирус), вирус псевдооспы коров (вирус узелков доильщиц) (род *Parapoxvirus*), вирус оспы кур (род *Avipoxvirus*), вирус оспы овец (род *Capripoxvirus*), вирус миксомы кроликов (род *Leporipoxvirus*), а также вирусы подсемейства, поражающего насекомых. Вирионы поксвирусов самые крупные и сложные по организации (300-450)×(170-260) нм; включают более 30 структурных белков и несколько ферментов, в том числе ДНК-зависимую транскриптазу. Сборка и репликация вирусных частиц происходит в цитоплазме на так называемых “тельцах-включениях”, а образующиеся вирионы покидают клетку-хозяина почкованием (и такие вирусы содержат внешнюю фосфолипидную оболочку) или в результате разрушения клетки.

**Пол (Sex).** От лат. *sexus* – *пол*. Термин “пол” определяют как некий биологический признак, имеющий отношение к анатомическим и физиологическим телесным различиям между мужскими и женскими организмами (в общем смысле самцами и самками), размножающимися половым путём. Часто пол может быть выражен в половом *диморфизме* (см. **Диморфизм половой**). У большинства организмов пол определяется генетически. При этом в геноме одного из полов (*гетерогаметный* пол) существует, хотя бы одна, пара негомологичных половых хромосом. Отсюда основное различие между полами заключается в способности производить различные половые клетки гаметы, содержащие, кроме аутосом, разные половые хромосомы. У большинства организмов женский пол характеризуется наличием двух X-хромосом, а особи мужского пола содержат две разные хромосомы (X и Y), либо только одну X-хромосому (явление *гетерогаметности*). Например, у самцов клопа *протенора* кариотип представлен 21 хромосомой, и сперматозоиды содержат либо 11, либо 10 хромосом (см. “**Протенор**”, “**Лигэус**”). Однако это условие выполняется не всегда. Так у птиц, бабочек, некоторых насекомых (ручейников) и растений особи мужского пола несут в соматических клетках две одинаковые половые хромосомы (ZZ), а женский пол, напротив, содержит разные половые хромосомы (женская *гетерогаметность*, типа ZW и ZO).

У человека между полами существуют как биологические, так и не биологические различия и последние, в большей степени, охватываются термином *гендер*\* (см. **Гендер**, **Гендерный**). Интересно отметить, что у животных половые различия могут зависеть от условий внешней среды (см. “**Экологический пол**”). Например, африканские улитки представлены гермафродитными формами в чистой воде, а в загрязнённой переходят на половой процесс размножения. Рыбки гуппи также могут менять свой пол. Не связанное с хромосомами определение пола встречается лишь у 7 организмов, у которых существует жизненная зависимость одного пола от другого, например, у морских червей, у которых самец паразитирует на самке. У всех организмов, дифференцированных на два пола, в зиготе остаются митохондрии,

привносимые только женской гаметой (яйцеклеткой). У многополых организмов обнаружена более сложная зависимость. Например, у слизистого гриба *Physarum polycephalum*, имеющего 13 полов, 13-й “суперженский” пол передаёт митохондрии потомкам независимо от того, с кем спаривается. Пол 12-й передаёт митохондрии всем, кроме тринадцатого, и так далее. А вот пол 1-й ни с кем при слиянии не делится своими митохондриями, и потому считается “супермужским” полом. Биологический смысл возникновения и распространения раздельнополости и полового размножения объясняют более 40 различных гипотез. Наиболее перспективными считаются гипотеза видоспецифической “червонной королевы” (Red Queen)\*\* и эволюционная теория пола (ЭТП) В. А. Геодакяна, основанная на *дихронной гипотезе* (см. Дихронизм). Половой процесс, тасуя гены, как колоду карт, в каждом новом поколении, позволяет поддерживать необходимое для выживания вида генетическое разнообразие (см. также статью Пол в “Биологический энциклопедический словарь”, стр. 489–490, под редакцией акад. М. С. Гилярова, Москва, Советская энциклопедия, 1989).

\*Давно известна разница в мышлении между полами, хотя структурная основа этого явления остаётся загадкой. В 2008 г. было установлено, что количество синапсов в гиппокампе у мужчин в среднем на 33 % больше, чем у женщин. Остаётся неразрешимой и серьёзная проблема в понимании зависимости поведения мужчин и женщин от биологических различий (другими словами, проблема соотношения пола и гендера). Очень часто различия носят только количественный характер.

\*\*Гипотеза внутригеномного конфликта (внутриклеточной вражды) в результате эволюции интерлокальных противоречий (ICE), приведших к потере Y-хромосомой многих генов (Rice W.R., Holland B., The enemies within: intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1997). Вспомните также, “Алиса в Зазеркалье” Льюиса Кэрролла, как Алисе приходилось бежать, чтобы оставаться на месте.

**Полиаденилирование.** Процесс присоединения к 3'-концу РНК полиадениловой последовательности вида ...ААТААА..., включающей до 200 звеньев АМФ и происходящий обычно в конце транскрипции (см. Кордицепин).

**Полиамины.** От греч. poly – много и амины. Широко распространённый класс физиологически активных и структурных\* веществ, встречающихся как в многоклеточных организмах в норме (или являющихся продуктами действия кишечных бактерий на белки), так и у всех прокариот. Полиамины отсутствуют только у многих вирусов. Из полиаминов в организме человека присутствуют *путресцин* (1,4-диаминобутан), *спермидин* и *спермин*. Они образуются из L-орнитина, который, в свою очередь, образуется из L-аргинина под действием аргиназы, а также из L-метионина. Биосинтез полиаминов осуществляется

при участии индуцируемых ферментов *орнитиндекарбоксилазы* и *S-аденозилметиониндекарбоксилазы*. Полиамины снижают кровяное давление, понижают температуру тела и участвуют в различных физиологических процессах, связанных, в свою очередь, с *процессами деления клеток* (пролиферации). Для микроорганизмов и культивируемых клеток млекопитающих полиамины являются факторами роста.

В 2013 г. исследователи из Университета Индианы (США) обнаружили, что один из ферментов катаболизма полиаминов *диамин-ацетилтрансфераза\*\**, кодируемая геном SAT1, может служить биохимическим маркером суицидальных наклонностей у людей. Это открытие, в свою очередь, может оказаться полезным для разработки диагностического теста для применения в клинической психиатрии.

\*В результате плотной упаковки ДНК (её сверспирализации) отрицательно заряженные фосфатные группы оказываются пространственно совмещёнными, что приводит к взаимному отталкиванию их друг от друга. Это отталкивание компенсируется связыванием фосфатных групп с положительно заряженными белками и малыми молекулами положительно заряженных полиаминов.

\*\*Переносит ацильные группы на полиамины.

**Поли-А-сегмент.** 3'-концевая последовательность, состоящая из 100–200 остатков АМФ (АМР) в матричных РНК.

**Полиартрит.** От греч. poly – *много*, arthron – *сустав* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Множественный артрит различной этиологии (острый, хронический, ревматоидный)\*. Воспаление, поражающее сразу несколько суставов и, прежде всего, их синовиальную оболочку.

\*В Австралии встречается и эпидемический артрит – вирусная *лихорадка реки Росса*, распространяемая москитами.

**Полибласты.** От греч. poly – *много* и blastos – *росток*. Не очень точное название амёбоидных фагоцитирующих клеток – свободных *макрофагов*, обнаруживаемых в экссудатах из очагов воспаления. Синоним – *макрофаг амёбоидный*.

**Полигения.** От греч. poly – *много*, genan – *порождать* (ген) и -ia – *условия*. Присутствие в геноме неаллельных близкородственных генов со сходными функциями. К полигении приводит тандемная дупликация исходного предкового гена.

**Полигенный контроль.** Наследование признаков, зависящих от нескольких генов.

**Полигибридное скрещивание.** От греч. poly – *много* и hybridos – *помесь*. Скрещивание, при котором анализируется несколько признаков. Оно может быть *дигибридным*, *тригибридным* и т. д.

**Полиглутаминовые болезни.** Группа генетически обусловленных нейродегенеративных заболеваний, при которых в различных генах увеличено число повторов триплетов\*, кодирующих аминокислоту глютамин (см. *Атаксия церебральная*, *Хорея Хантингтона*). Белки,

детерминируемые этими генами, приобретают способность слипаться (преципитировать) в конгломераты (кластеры или комочки) и накапливаться в клетках\*\*, что, в конце концов, запускает процесс гибели клеток через *апоптоз* (см. **Апоптоз**). Таким образом, у разных нейродегенеративных заболеваний может быть одна этиология – накопление в разных генах всё возрастающего числа повторов из триплетов, кодирующих глутамины.

\*Такие синдромы получили название “болезней экспансии тринуклеотидных повторов”, или феномена “ожидаемой репликации” и обусловлены “мутациями приобретения функции”.

\*\*Обнаружено, что нейроны головного мозга способны синтезировать специфический белок SUMO-1, усиливающий патогенные свойства мутантного белка *гентингина*.

**Полигостальность.** От греч. *poly* – *много* и лат. *hospitalis* – *гостеприимный, радушный*. Термин, использующийся для обозначения *многохозяйности* микроорганизмов.

**Полидактилия.** От греч. *poly* – *много*, *daktylos* – *палец* и *-ia* – *условия*. Многопалость (когда у человека более пяти пальцев на разных руках и ногах). Наследуется по аутосомно-доминантному типу с *неполной пенетрантностью*, поэтому возможно появление в родословной “проскакивающего” поколения. Отклонение обусловлено заменой одного нуклеотидного основания в энхансере одного из генов, отвечающих за морфогенез.

**Полиизогенный.** От греч. *poly* – *много* и *isos* – *равный* и *генный*. Содержащий много одинаковых генов. Например, *полиизогенные* участки ДНК ядрышковых организаторов хромосом, представляющие собой полицистрыны – участки, содержащие много одинаковых генов.

**Поликарпики.** От греч. *poly* – *много* и *karpos* – *плод*. Многолетние растения, плодоносящие многократно за свою жизнь (поликарипические растения). У поликарпиков после плодоношения отмирает лишь побег, или часть побега, или только плодоножки.

**Полимастия.** От греч. *poly* – *много* и *mastos* – *грудь* (молочная железа). Патология развития, приводящая к аномальному увеличению числа сосков.

**Полимеразная цепная реакция (ПЦР).** Метод размножения молекул ДНК\* – технология “генетического копирования”, позволяющая увеличивать число копий отдельного участка ДНК в миллионы раз. Широко используется с конца 1980-х годов.

\*За разработку метода Кэрри Маллис (Mullis) получил в 1993 г. Нобелевскую премию по химии.

**Полимерия.** От греч. *polymeria* – *многообразие*, где *poly* – *много*, *meros* – *часть* и *-ia* – *условия*. Тип взаимодействия неаллельных генов, при котором гены действуют на один и тот же признак (свойство организма) одинаково. Другими словами, зависимость развития признака от нескольких независимых, но однозначных по действию генов.

**Полимиксин.** Смесь антибиотиков пяти типов, обозначаемых как А, В, С, D и Е, и выделяемых из культур *Bacillus polymixa*\*, откуда и произошло название. Проявляют одинаковую активность против грамотрицательных бактерий, но различаются токсичностью.

\*От греч. poly – *много* и англ. mix – *смешивать*.

**Полиморфизм.** От греч. polymorphos – *многообразный*, где poly – *много* и morphe – *форма*. В буквальном смысле, *многообразие*. 1. В общей биологии – многообразие форм особей в пределах одного вида организмов, резко различающихся по своему облику (без наличия переходных форм). Например, в пределах генетически однородной популяции могут быть особи разного строения (*акантозоиды*, *дактилозоиды* и *трофозоиды*), что характерно для гидроидных полипов. Полиморфизм может быть связан с чередованием поколений (полипы и медузы). У раздельнополых животных наличие особей разного облика, так называемый *половой диморфизм*. Полиморфизм, связанный с разделением функций в семье или колонии, характерный для общественных насекомых (муравьи, пчёлы).

2. В молекулярной генетике – генетический полиморфизм (вариативность генов), например, полиморфизм генов аполипротеинов (АРО), представленных семейством, состоящим из четырёх основных групп: А, В, С и Е (АРО-Е, читается как апо-эпсилон). Ген АРО-Е, в свою очередь, выделяется своим полиморфизмом, и в человеческих популяциях представлен, в основном, версиями Е2, Е3 и Е4. При этом белки, кодируемые разными версиями гена, отличаются друг от друга по способности отщеплять триглицериды от транспортных комплексов, сформированных ими с липидами\* (в результате возникают липопротеиды очень низкой (ЛПОНП) и липопротеиды низкой плотности (ЛПНП), иначе, называемые “плохим холестерином”). Вариативность генов может приводить к появлению таких их сочетаний (“болезнетворных” вариантов), которые ассоциируются с определёнными, полигенными заболеваниями, например такими, как мерцательная аритмия, сердечная недостаточность, или рак молочной железы. 3. Полиморфизм группоспецифических антигенов эритроцитов систем АВО, Rhesus, Kell, Lewis и т. д., а также белков гаптоглобина, трансферрина. 4. Полиморфизм проявления заболеваний в различных популяциях. Например, известно, что на острове Самоа, расположенном в южной части Тихого океана, псориаз не встречается, а в северном Казахстане он проявляется почти у 12 % населения.

\*Самый активный вариант из них – это АРО-Е3, и гомозиготами по нему являются около 40 % европейцев – людей с наименьшим риском возникновения сердечно-сосудистых заболеваний.

**Полиморфизм генетический.** От греч. poly – *много* и morphe – *форма*. В общем смысле генетический полиморфизм – это существование в популяции двух и более аллелей данного локуса (нескольких аллельных форм одного и того же гена). Другими словами, это различия в нормальных вариантах последовательностей пар нуклеотидов в ДНК.

Принято считать, что локусы с частотой аллелей выше 1% являются полиморфными. Как правило, полиморфизм характерен скорее не для генов, а для межгенных участков ДНК, а также для так называемой “избыточной ДНК”, и потому прямого влияния на проявление тех или иных признаков, по-видимому, не оказывает. Полиморфизм, затрагивающий структурные гены, приводит к фенотипическому разнообразию в проявлении признаков, или к появлению тех или иных генетических заболеваний. Так, например, полиморфизм гена, кодирующего хемокиновые корцепторы CCR5, сказывается на течении СПИДа, вызванного ВИЧ-1 инфекцией. Выпадение небольших участков (32 пары нуклеотидов) в обеих копиях этого гена у некоторых счастливиц приводит к невосприимчивости их к вирусу, поскольку на поверхности CD4-лимфоцитов отсутствуют нормальные корцепторы CCR5, с которыми связывается вирус (см. **ВИЧ**).

Для генома человека характерен ярко выраженный полиморфизм, например, полиморфизм коротких tandemных повторов типа АААТ (последовательно расположенных, от англ. tandem – *расположение гуськом, углом*), число которых варьирует у разных людей и у представителей различных популяций. Секвенирование генома человека выявило миллионы полиморфных участков ДНК. (Встречаются приблизительно  $10^7$  раз в диплоидном геноме.) Их распределение в геноме людей отражает историю появления, обособления, развития, расселения и смешения человеческих популяций, а также влияние на этот процесс факторов естественного отбора. Для популяций, разошедшихся давно и не смешивавшихся на протяжении всей истории их существования, полиморфизм выражен значительно сильнее. Напротив, он становится перекрывающимся для популяций, возникших в результате недавних (исторически) миграций со смешанными браками.

**Полиморфизм рестрикционных фрагментов.** Существование аллельных форм, обнаруживаемых по разной длине фрагментов, получаемых после обработки ДНК соответствующими рестриктазами. Позволяет выявлять количество и характер мутаций.

**Полиморфизм фазовый.** Способность вида образовывать особей, различающихся по морфологическим особенностям и физиологии, и появляющихся в разное время года (в разные сезоны), или в разных экологических условиях. Этот тип полиморфизма связан с плотностью популяции. У перелётной (азиатской) и пустынной саранчи выделяют *стадную* и *одинокую фазы*. Это так называемая *фазовая изменчивость*, при которой особи различных фаз отличаются пропорциями частей тела и уровнем метаболизма, что проявляется также различиями в поведении\* и половой активности и, кроме того, у особей стадной фазы образуется тёмный пигмент.

\*Особь стадной фазы образуют гигантские мигрирующие скопления, уничтожающие всю растительность на своём пути. Напротив, особи одиночной фазы скоплений не образуют. Кроме того, для саранчовых

характерно ускорение процессов оогенеза у самок в присутствии зрелых самцов (см. **Прилежащие тела головного мозга**).

**Полиморфизм числа хромосом.** Число хромосом может варьировать у представителей одного и того же вида (внутривидовая изменчивость по числу хромосом) или одной и той же близкородственной группы (одному роду) организмов. Это происходит по причине распада крупных хромосом на мелкие фрагменты с последующим приобретением ими теломер и центромер, а также, напротив, в результате слияния малых хромосом в более крупные (см. **Телоцентрические хромосомы**). Интересно, что эти различия не являются препятствием для скрещивания и получения плодовитого потомства. Такой полиморфизм встречается у насекомых, млекопитающих и растений. Среди млекопитающих наибольшим разнообразием по числу хромосом отличаются олени (*Cervidae*). В соматических клетках благородного оленя (*Cervus elaphus*) содержится 68 хромосом ( $2n$ ), а у северного оленя (*Rangifer tarandus*) – 70 хромосом. У китайского мунтжака (*Muntiacus reevesi*) диплоидный набор представлен 46-ю хромосомами, а у *Muntiacus muntjak* их только 6 (у самок)\* при почти одинаковом количестве ДНК в соматических клетках у этих двух видов. Следует отметить, что эти два вида трудноразличимы морфологически и по размерам взрослых особей. Значительный полиморфизм числа хромосом встречается также у диких кабанов. У полёвок, обитающих на разных берегах Енисея, различия касаются числа добавочных хромосом (см. **Хромосомы добавочные (В-хромосомы), Полиморфные популяции**).

\*У самцов есть дополнительная малая половая хромосома  $Y_2$ .

**Полиморфизм числа копий генов.** Генетические aberrации (вариации), обуславливающие присутствие в геноме разного числа копий нормальных генов. Сопряжены, как с серьёзными заболеваниями, такими как аутизм, шизофрения, болезнь Крона, так и являются почти повсеместным явлением для человеческого генома. Предварительные оценки показывают, что в геноме каждого человека имеется до тысячи сайтов, переменных по числу копий генов (1 % генома).

Явление переменности числа копий генов было открыто в 1936 американским генетиком Колвином Бриджерсом (Calvin Bridgers), который обнаружил, что у мух с дупликацией гена *Var* резко уменьшены размеры глаз.

**Полиморфность.** От греч. *poly* – много и *morphe* – форма. Многообразие формы, окраски, поведения, адаптивного приспособления и т.д.

**Полиморфные популяции.** 1. Популяции, в которых отдельные индивиды (особи) несут несколько (много) отличающихся друг от друга аллелей одного и того же гена. 2. Популяции, характеризующиеся хромосомным полиморфизмом (хромосомный полиморфизм диких популяций дрозофилы впервые был описан при изучении политенных хромосом) (см. **Популяция**).

**Полиневрит.** От греч. *poly* – много, *neurion* – нерв и суффикса “ит”, указывающего на *воспаление*. 1. Одновременное воспаление многих спинно-мозговых нервов, сопровождающееся болями, параличами и гипотрофией мышц. 2. Поражение периферических нервов, например, при осложнении диабета или дефиците витаминов группы В (когда-то дефицит *тиамина* в рационе людей, питавшихся лущёным рисом, приводил даже к развитию *бери-бери*) (см. **Витамины**).

**Полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК).** Жирные кислоты, содержащие двойные (-еновые) связи и играющие очень важную метаболическую и структурную роль в организме человека, который не может их синтезировать. Поэтому ПНЖК относятся к незаменимым (эссенциальным) факторам питания, содержащимся, например, в рыбьем жире и некоторых растительных маслах. Согласно одной из упрощённых номенклатур последний (метильный) атом углерода в молекуле жирной кислоты обозначают последней буквой греческого алфавита – буквой омега ( $\omega$ ) и присваивают ему цифру 1. Соответственно, другие цифры, например, 3, 6 и 9 обозначают атомы углерода, после которых расположены двойные связи в ацильном “хвосте” молекулы. Распространённые ПНЖК имеют следующие тривиальные названия: **Олеиновая** ( $C_{18}$ ) кислота (от лат. *oleum* – *масло*); содержит одну двойную связь ( $18:1(\Delta^9)$ , дельта-9), или омега-9 ( $\omega-9$ ). **Линолевая** ( $C_{18}$ ) кислота (от лат. *linum* – *лён, нить*); содержит две двойные связи ( $18:2(\Delta^{9,12})$ , или омега-6 ( $\omega-6$ )).  **$\alpha$ -Линоленовая** ( $C_{18}$ ) кислота; содержит три двойные связи ( $18:3(\Delta^{9,12,15})$ , или омега-3 ( $\omega-3$ )). **Арахидоновая** (эйкозатетраеновая,  $C_{20}$ ) кислота; содержит четыре двойные связи  $20:4(\Delta^{5,8,11,14})$ . Из  **$\alpha$ -линоленовой** кислоты в организме синтезируются две другие омега-3 ПНЖК: **эйкозапентаеновая** (ЭПК,  $20:5(\Delta^{5,8,11,14,17})$ ) и **докозагексаеновая** (ДГК,  $22:6(\Delta^{4,7,10,13,16,19})$ ). **Омега-3, омега-6 и омега-9 полиненасыщенные жирные кислоты ( $\omega-3,6,9$  ПНЖК)** входят в состав фосфолипидов (фосфатидилсерина и фосфатидилэтаноламина) и являются структурными компонентами клеточных мембран, а также служат строительным материалом для синтеза особого класса биологически активных веществ – **эйкозаноидов** (например, из омега-6 синтезируется *простагландин E1*) (см. **Эйкозаноиды**). ПНЖК способствуют нормализации обмена липидов (гиполипидемическое действие), улучшают состояние сосудистой стенки, снижают агрегацию тромбоцитов и препятствуют развитию атеросклероза (формированию атеросклеротических бляшек).

Регулярное употребление в пищу омега-3, -6 и -9 жирных кислот (их ещё называют **витамином F**) приводит к снижению уровня холестерина в крови и, соответственно, снижению риска возникновения и развития сердечно-сосудистых заболеваний. Обнаружено также, что омега-3 кислоты снижают вероятность фибрилляции предсердий – одной из опасных форм нарушения сердечного ритма. Кроме того, при длительном наблюдении за пациентами старше 60-ти лет, страдающими

хроническими сердечно-сосудистыми патологиями, обнаружено, что длина теломер в лейкоцитах больше у тех индивидуумов, у кого выше уровень омега-3-жирных кислот в крови (см. **Теломеры, Трансгенные организмы**).

**Полиноз.** От греч. *polina* – *пыльца* и *-osis* – *состояние, положение*. Аллергическое сезонное заболевание (включает аллергический ринит и конъюнктивит), вызываемое пылью цветущих растений (берёзы, тополя, тимофеевки и др., пыльца которых является аллергеном). Берёзовая пыльца содержит аллергенный белок *Bet V5* (от лат. названия берёзы *Betula*), который вызывает перекрёстную реакцию с аллергенами других растений. Механизм клинических проявлений связан с иммуноглобулинами класса *IgE\** (реагинами), которые могут связываться специфическими рецепторами на поверхности базофилов и тучных клеток. В результате такой активации базофилы и тучные клетки освобождают из своих цитоплазматических гранул вазоактивный амин\*\* – *гистамин*, который, взаимодействуя с рецепторами на клетках сосудистого эндотелия и клетках гладкой мускулатуры, вызывает аллергические реакции (аллергический ринит, покраснение кожи, зудящую сыпь, а в некоторых случаях даже астматический приступ – спазм бронхов, приводящий к удушью). Синоним – *сенная лихорадка* (см. **Аллергический ринит**)

\*Считается, что иммуноглобулин-Е-зависимая система эволюционно ответственна за борьбу с глистами, но в настоящее время освобождена от этой обязанности и потому гиперсенсibilизирована на любые аллергены.

\*\*Освобождаются также и другие медиаторы воспаления, такие как серотонин и эйкозаноиды.

**Полинуклеарный.** От греч. *poly* – *много* и лат. *nucleus* – *ядро*. Многоядерный. Синоним – *мультипнуклеарный*.

**Полинуклеотидлигаза.** Фермент, обеспечивающий репарацию однонитевых разрывов в ДНК, т. е. напрямую соединяющий ковалентной связью разорванные концы в цепи ДНК (см. **Лигаза (ДНК-лигаза)**).

**Полиовирус.** От греч. *polios* – *серый* и *virus*. Возбудитель полиомиелита (семейство *пикорнавирусов* – мелких РНК-содержащих вирусов), передающийся через фекалии\* и известный учёным с 30-х гг. XX в. Поражает моторные нейроны ЦНС, проникая внутрь клеток с помощью опосредованного рецепторами эндоцитоза. Выделяют три группы вирусов (штаммы 1, 2 и 3), отличающиеся по своим антигенным свойствам. В результате интенсивной и эффективной вакцинации, направленной на полное уничтожение полиовируса, он стал “расползаться” по другим регионам и в настоящее время вирус дикого типа распространён в Индии, Пакистане, Афганистане и многих странах Африки от Египта до Судана (см. **Полиомиелит**).

\*Вирус попадает в организм через рот, оттуда через пищеварительный тракт в кровоток и далее в центральную нервную систему.

**Полиомиелит.** От греч. *polios* – *серый*, *myelos* – *спинной мозг* и суффикс “ит”, указывающий на воспаление. Острое инфекционное заболевание, вызываемое *полиовирусами*, при котором вирусы поражают преимущественно серое вещество спинного мозга (двигательные нервы и нейроны передних рогов), в результате чего возникают параличи и атрофия мышц, главным образом, конечностей. Заболеванием страдают в основном дети и подростки\*. Для борьбы с полиомиелитом были созданы две вакцины. Первая вакцина была приготовлена в 1955 г. американским вирусологом Джоном Солком (Jonas E. Salk) на основе инактивированного с помощью формалина вируса (известна также под обозначением IPV – *injection polio vaccine*). Вторая вакцина была разработана в 1962 г. на основе живого вируса (живая вакцина Сейбина, OPV – *oral polio vaccine*) другим американским учёным Альбертом Сейбином (Albert B. Sabin)\*\*. Если первую вакцину нужно вводить инъекционно, то для вакцинации с помощью второй достаточно капнуть на язык несколько капель раствора. Вакцина OPV относится к трёхвалентным (tOPV) и содержит три штамма полиовируса 1, 2 и 3. С этой вакциной связаны случаи поствакцинального полиомиелита, вызываемого штаммом 2. Поэтому её пытаются заменить бивалентной вакциной (bOPV). В настоящее время также пытаются создать вакцину, которую можно было бы включить в состав ассоциированной вакцины против гепатита В, гриппа, дифтерии, коклюша и столбняка\*\*\*. Следует подчеркнуть, что повышение уровня гигиены парадоксально повысило опасность развития паралитической формы полиомиелита. Синоним – *детский паралич*.

\*Это заболевание может поражать и взрослых, не иммунизированных людей. Красноречивым примером тому может служить трагическая судьба 32-го президента США Франклина Делано Рузвельта (1882–1945), который заболел полиомиелитом в 1921 г. У детей старшего возраста и молодых людей, заражённых вирусом полиомиелита, параличи возникают значительно чаще, чем у переболевших маленьких детей, у которых инфекция протекает обычно в скрытой форме.

\*\* (Интересно отметить, что оба вирусолога родом из России.) Считается, что ослабленные живые вакцинные штаммы могут образовывать опасные паралитогенные дериваты, и такие заболевания уже были зарегистрированы в нескольких странах, включая и нашу (см. **Вакцина**).

\*\*\* Несмотря на то, что Российская Федерация в 2002 г. получила от ВОЗ сертификат, подтверждающий, что наша страна “...*свободна от дикого штамма полиомиелита*” (тип 1), однако в сопредельных странах ситуация такова, что не позволяет нам отказываться

от вакцинации, т. е. мы остаёмся вакцинозависимыми и в наступивший постликвидационный период.

**Полиома вирус.** От греч. *poly* – *много* и *oma* – *опухоль*. Буквально, многоопухолевый вирус\*. Опухолеродный ДНК-содержащий паповавирус (папилломавирус), вызывающий опухоли различной локализации у мышей при введении в больших дозах новорождённым мышам. Вирус присутствует в скрытой форме у мышей многих пород.

\*Названием подчёркивается способность вируса вызывать опухоли самой разной локализации. Вирус был обнаружен американским вирусологом Гроссом (Gross L.) в 1958 г., который вызывал образование различных опухолей у мышей с помощью биологического материала, заражённого вирусом лейкемии (в материале вирус *полиомы* присутствовал в качестве примеси).

**Полиоэнцефалит.** От греч. *polios* – *серый* и *enkephalon* – *головной мозг*. Воспаление серого вещества головного мозга.

**Полипептиды.** От греч. *poly* – *много* и *peptos* – *переваренный*. Небольшие белки, содержащие от 6 до 90 аминокислотных остатков.

**Полиплакофоры.** От греч. *poly* – *много*, *plakos* – *плоский* и *phoreo* – *переносу*. Класс морских панцирных, преимущественно мелководных моллюсков, размером от нескольких мм до 30 см, раковина которых состоит из восьми известковых щитков. Около 1000 видов.

**Полиплоидизация.** Процесс возникновения *полиплоидии*. Может быть спонтанным в результате слияние нередуцированных диплоидных гамет. Экспериментально *полиплоиды* могут быть получены с помощью митотических ядов, например, колхицина (см. **Колхицин**).

**Полиплоидия.** От греч. *polyploos* – *многопутный*, *многократный* и *eidos* – *сходство*. Кратное гаплоидном набору увеличение числа хромосом (хроматид) в клетках. Пloidность может соответствовать  $4n$ ,  $8n$ ,  $16n$ ,  $32n$  и. д. Возникает за счёт нерасхождения хромосом в митозе. Искусственную полиплоидию можно вызвать с помощью веществ, разрушающих нити митотического веретена, например, *колхицина*. За счёт объединения не разошедшихся наборов хромосом возникают крупные ядра. Полиплоидные клетки способны к митозу. Во многих органах и тканях диплоидных организмов встречаются полиплоидные клетки (*соматическая полиплоидия*). Это явление часто называют *эндорепродукцией*. Большинство культурных растений – *полиплоиды*. Открытие полиплоидов позволило понять некоторые принципы эволюции. Полиплоидия характерна для современных *Protozoa*, имеющих фрагментированные геномы, состоящие из небольших многокопийных (полиплоидных) хромосом. Считается, что несовершенство системы репликации у протоорганизмов привело к появлению полиплоидии, как защитному механизму от постоянно возникающих ошибок. Следует отметить, что почти всегда для полиплоидных клеток характерна более или менее выраженная гипертрофия, связанная с приростом массы цитоплазмы.

Описаны несколько случаев рождения нежизнеспособных триплоидных детей, у которых было 69 хромосом. Печень человека часто содержит не только двуядерные клетки, но и участки с клетками, несущими полиплоидные (триплоидные) наборы хромосом. По-видимому, так компенсируется повышенная детоксикационная нагрузка на орган.

\*Открыта в 1938 г. американским учёным Альбертом Блейкли.

**Полиплоиды.** От греч. *poly* – *много*, *ploos* – *кратность* и *eidos* – *сходство*. Организмы, клетки которых содержат больше, чем в два раза увеличенный гаплоидный набор хромосом (тройной или с ещё большим числом). Различают *аутополиплоиды* (организмы с одинаковыми наборами хромосом) и *аллополиплоиды* (организмы с различными наборами хромосом). Полиплоидия играет значительную роль в эволюции растений. Многие дикие и культурные растения относятся к полиплоидам (например, пшеница гексаплоидна,  $2n = 42$ ).

**Полипноэ.** От греч. *poly* – *много* и *pnoe* – *дыхание*. Поверхностное учащённое дыхание, возникающее у человека, например, при *гиперкапнии*. У птиц полипноэ возникает при повышении температуры внешней среды. При этом резко увеличивается испарение жидкости из воздухоносных путей, что приводит к охлаждению организма. Например, страусы не перегреваются при температуре внешней среды +50 °С.

**Полипоз.** От греч. *poly* – *много*, *pus* (*pes*) – *нога* и *-osis* – *состояние*. Патологическое состояние, характеризующееся множественным образованием полипов (чаще в нижних отделах толстого отдела кишечника). Перерождение полипов представляет серьёзную угрозу для больного человека.

**Полипренолы (полипреноиды).** От греч. *poly* – *много* и *prenois* – *преноидные соединения*. Близкие к стеролам соединения, образованные 5-углеродными изопреноидными звеньями (единицами), содержащиеся в высокой концентрации в некоторых растениях, в частности, в хвойных. К полипреноидам относятся каучук, камфора, жирорастворимые витамины А, D, Е и К, провитамин А *каротин*, убихинон. У животных присутствуют в гипофизе и негроидной субстанции (“чёрном веществе”) головного мозга. Считаются перспективными биохимическими факторами для применения в комплексной терапии старения.

**Полипы.** От греч. *polypus*, где *poly* – *много* и *pus* (*podos*) – *нога*. 1. В зоологии беспозвоночных – полипы общее название сидячих форм кишечнорастных животных (гидроидные полипы). Тело полипа имеет форму мешка (цилиндра), прикрепленного одним концом. На свободном конце находится рот, окруженный щупальцами в виде венчика. 2. В медицине – патологические новообразования в виде грибовидных, пластинчатых или ворсинчатых разрастаний на поверхности слизистых оболочек, выступающие в просвет полого органа (толстого отдела кишечника, желудка, пищевода, полости носа, гортани, матки, мочевого пузыря и др.)\*.

\*На самом деле в любой части тела возможно образование полипов, но чаще всего они обнаруживаются в ампуле и нижней части толстого отдела кишечника. Из клинической практики хорошо известно, что полипы – это предшественники неопластических образований в ободочной и прямой кишке. Характерными признаками перерождения полипов являются их кровоточивость и изъязвления. Полипы с определённой гистологической структурой называются также *аденомами* (см. **Аденома, Полипоз**).

**Полисомы.** От греч. *poly* – *много* и *soma* – *тело*. Белок синтезирующая структура клетки, в которой множество рибосом последовательно расположены на одной молекуле мРНК\*. Это означает, что одна молекула мРНК может транслироваться одновременно несколькими (многими) рибосомами с выходом нескольких молекул белка.

\*Впервые были описаны немецким биологом С. Штрутгером в 1957 г., который назвал их *цитонемами* (клеточными нитями).

**Политения.** От греч. *poly* – *много*, лат. *taenia* (*tenia*) – *повязка, лента, полоска\** и греч. *-ia* – *условия*. Буквально, *многоленточность*. Особый случай эндорепродукции – увеличенной ploидности ДНК в клетках. При политении после репликации ДНК новые дочерние хроматиды не расходятся и продолжают оставаться в деспирализованном состоянии, располагаясь друг около друга. Затем они снова вступают в следующий цикл репликации и, удваиваясь, опять не расходятся. Так возникает многонитчатая (политенная) структура хромосом интерфазного ядра. Политения приводит к образованию в ядрах некоторых клеток гигантских политенных хромосом\*\* (см. **Кольца Бальбиани, Гигантские хромосомы, Политенные хромосомы**). У двукрылых число политенных хромосом из-за конъюгации гомологичных хромосом\*\*\* равно гаплоидному набору. Политенные хромосомы никогда не участвуют в митозе; это истинно интерфазные хромосомы с активными матричными процессами. Так у дрозофилы они в 1000 раз толще и в 70–250 раз длиннее митотических хромосом.

\*Вспомните, слово *тенёта* – ловчие сети пауков.

\*\*Гигантские хромосомы немецкий учёный Эмиль Гейтс называл “стопкой монет в чулке” или “золотой жилой”, поскольку впервые удалось увидеть гены, буквально, “в лицо”.

\*\*\*Взаимное притяжение гомологов хромосом в интерфазных ядрах клеток слюнных желёз является исключением из правила. Оно получило название *соматической конъюгации хромосом*.

**Политенные хромосомы.** От греч. *poly* – *много* и *taenia* – *повязка, лента*. Многонитчатые хромосомы интерфазного ядра, образующиеся в результате процесса эндорепродукции (увеличения ploидности) путём *политении* (см. также **Гигантские хромосомы, Политения**).

**Политопные белки.** От греч. *poly* – *много* и *topos* – *место*. Трансмембранные белки, многократно пронизывающие фосфолипидную мембрану. Другими словами, белки, имеющие более одного домена,

пересекающего бислойную мембрану и содержащие несколько внемембранных петель. Политопные белки формируются в том случае, когда их растущие полипептиды содержат несколько участков, называемых последовательностями *начала* и *окончания переноса*\*. Большинство политопных трансмембранных белков принадлежит к рецепторам *третьего типа*, внутриклеточные домены которых обычно связаны с G-белками (см. **“Сerpантинные рецепторы”**).

\*Когда последовательность, являющаяся сигналом *начала переноса* появляется из рибосомы, с ней тут же связывается SRP-частица, узнающая SRP-рецептор (эта последовательность по своим свойствам подобна *сигнальному пептиду*). Затем этот комплекс ассоциируется с транслоконом, который переносит растущую цепь внутрь ЭПР. Если дальше появляется последовательность *окончания переноса*, перенос прекращается, и эта последовательность закрепляет растущий белок в мембране, становясь трансмембранным доменом, а процесс трансляции продолжается дальше. Всё повторяется, когда появляется новая последовательность *начала переноса* (см. **Транслокон**). В результате белок, содержащий серию сигнальных последовательностей *начала* и *окончания переноса*, многократно прошивает липидный бислой.

**Политопия\***. От греч. poly – *много*, topos – *место* и -ia – *условия*. Влияние одного наследственного фактора (гена) на несколько или значительное число признаков. Синонимы – *полифения, плейотропия* (см. **Плейотропия**).

\*Термин был предложен в 1931 г. Н. В. Тимофеевым-Ресовским.

**Полисомнография**. От лат. poly – *много*, somnos – *сон* и grapho – *пишу*. Метод регистрации показателей жизнедеятельности человека во время сна. Наиболее важными являются электроэнцефалограмма (ЭЭГ) – запись электрической активности мозга, электроокулограмма (ЭОГ) – запись движений глаз и электромиограмма (ЭМГ) – запись напряжения мышц (чаще подбородочных). Совокупность этих показателей в любой момент времени позволяет определить, в какой стадии сна находится человек (ортодоксальной – медленная фаза сна или парадоксальной – фаза быстрого сна) (см. **Гипнограмма**).

**Полиурониды**. От греч. poly – *много*, uron – *моча* и eidos – *сходство, вид*. Общее название *уроновых кислот*\*, входящих в состав пектиновых веществ, некоторых растительных слизей и других сложных полисахаридов у растений (см. **Глюкуроновая (D-глюкуроновая) кислота**).

\*Уроновые кислоты образуются при окислении у моносахаридов первичной спиртовой группы с превращением её в карбоксил (карбоксильную группу –COOH). В результате из глюкозы образуется *глюкуроновая кислота*, из галактозы – *галактуроновая*, а из маннозы – *маннууроновая кислота*.

**Полиспермия**. От греч. poly – *много*, sperme – *семя* и -ia – *условия*. Проникновение в яйцеклетку в процессе оплодотворения нескольких

сперматозоидов. Наблюдается у некоторых пресмыкающихся и насекомых, а у хвостатых амфибий и птиц происходит постоянно. При этом, как только пронуклеус одного сперматозоида соединяется с пронуклеусом ядра, все остальные сперматозоиды, находящиеся в цитоплазме яйца, разрушаются (дегенерируют). У млекопитающих и человека полиспермия может протекать как аномальный процесс.

**Политрофические яичники.** От греч. *poly* – *много* и *trophe* – *питание*. Яичники у насекомых, в которых каждый ооцит окружён пятнадцатью интактными трофоцитами, сморщивающимися по мере роста ооцита.

**Полифаги.** От греч. *poly* – *много* и *phagein* – *пожирать*. Организмы, использующие много видов пищи, а также хищники, нападающие на большое число видов, т. е. всеядные. Гусеницы некоторых насекомых способны питаться сотнями видов растений, например, гусеница стеблевого мотылька *Pyrausta nubilabis* в Северной Америке поражает более 200 видов растений, а муха-тахина *Compsilura concinnata* паразитирует на сотнях видов насекомых. В то же время полифагия не исключает пищевых предпочтений. К полифагам относятся саранча, таракан, крыса, медведь, свинья, ворона и человек. Синоним – *эврифаги*.

**Полифилия. Полифилетический.** От греч. *poly* – *много* и *phyle* – *род*. Предполагаемое происхождение какой-то биологической группы от нескольких предковых групп. Например, *полифилетическая* гипотеза происхождения жизни. Противоположный по значению термин – *монофилия*.

**Полихеты.** От греч. *poly* – *много* и *chaeta* – *щетинка*. Многощетинковые черви (*аннелиды*, класс кольчатых червей или кольцецов). Размер тела варьирует от нескольких мм до 3 м. Тело полихет состоит из множества (иногда сотен) сегментов, и каждый несёт пару параподий, снабжённых пучком многочисленных щетинок. Обитают полихеты, главным образом, в морской среде, преимущественно донные свободноживущие формы. Однако встречаются и пресноводные формы, и даже обитающие в подстилке влажных тропических лесов на островах Ю.-В. Азии. Полихеты-пескожилы (*Phragmatopoma californica*), живущие на дне океана в приливной зоне, выделяют клеящее вещество, с помощью которого они строят свои трубчатые убежища из песчинок и обломков раковин моллюсков\*. Полихеты-лифтии – самые быстрорастущие черви (см. **Трохофора**).

\*Биоинженеры воспроизвели этот клеящий секрет (в основе – сложные коацерваты) в надежде, что он найдёт медицинское применение для склеивания обломков костей, а также для других биомедицинских целей.

**Полихроматофилия.** От греч. *poly* – *много*, *chroma* – *цвет*, *philia* – *склонность* и *-ia* – *условия*. Способность клеток окрашиваться кислыми, нейтральными или основными красителями. Например,

*полихроматофильный* эритроцит (юная форма эритроцита). Синоним – *полихромия*.

**Полицентрическая (мультирегиональная) концепция происхождения человека.** Концепция происхождения и формирования человека современного вида, согласно которой существовало несколько удалённых друг от друга очагов развития автохтонных популяций человека разумного (*Homo sapiens*) (см. **Автохтоны**). В настоящее время известны четыре таксона, или подвида *Homo sapiens*, сформировавшиеся в разных местах: 1. В Африке (*Homo sapiens africanensis*). 2. В Европе (*Homo sapiens neanderthalensis*). 3. На юге Сибири (*Homo sapiens althaiensis*). 4. На востоке Азии (*Homo sapiens orienthalensis*). Эти подвиды и сформировали современное человечество, поскольку у каждого из современных людей (кроме коренных африканцев) в геноме встречаются последовательности, характерные для каждого из таксонов (см. **Неандертальцы**).

**Полицистроны.** От греч. *poly* – много и *цистрон* (см. **Цистрон**). Участки ДНК, содержащие множество генов (так называемые *умеренно повторяющиеся последовательности*).

**Полицитемия.** От лат. *poly* – много, греч. *kytos* – клетка, *haima* – кровь и *-ia* – условия. Буквально, *многоклеточность крови* (речь идёт об эритроцитах). Увеличение выше нормы циркулирующих в крови эритроцитов. При первичной\* полицитемии наблюдается постоянное избыточное деление стволовых клеток эритроидного ряда, но миграция их незначительная. Полицитемия может возникнуть и в результате нормальной адаптивной реакции организма к постоянной гипоксии при пребывании на больших высотах, с низким парциальным давлением кислорода (вторичная или компенсаторная полицитемия)\*\*, а также при ряде заболеваний, приводящих к постоянной гипоксии. Она характерна для врождённых пороков сердца, эмфиземы лёгких. Синонимы – *гиперглобулия, эритроцитоз (компенсаторный эритроцитоз), эритроцитемия, эритремия*.

\*Красная или истинная полицитемия (*polycythemia rubra, polycythemia vera*), *эритроцитоз абсолютный, первичная семейная врождённая полицитемия* (см. **Эритропоэтин**).

\*\*Этот феномен используется для подготовки спортсменов, например, велогонщиков или бегунов-стайеров.

**Полиэкстремофилы.** От греч. *poly* – много, лат. *extremus* – крайний и *philia* – склонность (*phileo* – люблю). Микроорганизмы, обитающие в условиях, характеризующихся несколькими экстремумами, например, температуры и pH, или солёности (см. также **Экстремофилы, Термофилы, Гипертермофилы**).

**Полиэмбриония.** От греч. *poly* – много, *embryon* – зародыш и *-ia* – условия. Бесполое размножение, характерное для некоторых видов паразитических перепончатокрылых (около 30 видов), когда в одном яйце одновременно образуется множество эмбрионов. Полиэмбриония

обеспечивается неограниченным обилием питательных веществ, извлекаемых из организма хозяина *трофамнионом* развивающегося паразита, и закладывается на стадии морулоподобного зародыша, в котором формируется большое количество отдельных клеточных групп, каждая из которых и развивается в отдельную личинку паразита. Иногда в результате полиэмбрионии исходная продуктивность паразитов увеличивается в тысячи раз.

**Полиэтизм.** От греч. poly – *много, многое* и лат. ethica < греч. ethika < ethos – *обычай*. Устройство семей у общественных насекомых, при котором рабочие особи выполняют разные функции, например, солдат, охраняющих гнездо, фуражиров, снабжающих семью пищей или особей, служащих депо (резервуарами) для жидкой пищи (так называемые “медовые бабочки”), а также особи кормильцы личинок. Механизм регуляции *полиэтизма*, как и *полиморфизма*, различен и зависит от неравноценности яиц, регуляторного влияния “царицы” на развитие личинок, физиологического состояния кормильцев, состава пищи, которой выкармливают личинки. Полиэтизм может быть *возрастным* и *кастовым* (см. **Касты, Полиморфизм**).

**Полиэтиленгликоли.** Воскоподобные продукты конденсации оксида этилена и воды, растворимые в воде при нагревании, с общей формулой  $\text{HO}(\text{CH}_2\text{CH}_2\text{O})_n\text{H}$ , т. е., соответственно, имеющие разную молекулярную массу. В клеточной биологии используются как фузогены в экспериментах по гибридизации (слиянию) клеток в культуре. Синоним – *карбовакс*.

**Поллинаруий.** От лат. pollen – *мука самого мелкого размола* (пыльца). Орган цветка, в котором, например, у орхидей созревает пыльца.

**Поллиноз.** От лат. pollen – *мука самого мелкого размола* (пыльца) и -osis – *состояние*. Аллергическое заболевание – сенная лихорадка, вызываемая пыльцой различных растений, например, берёзы (см. **Аллергия**).

**Поллютант.** От лат. pollutum – *пачкать, марать* (pollutio – *осквернение*). Вещество, нарушающее чистоту продукта, среды обитания, загрязнитель, оказывающей нежелательное действие. В общем смысле *поллютант* – нежелательная примесь.

**Поллютогены.** От лат. pollutum – *пачкать, марать* и греч. genan – *порождать*. Буквально, *возбудители-загрязнители*. Так называют “сухопутные” бактерии, грибки и паразитические простейшие, попадающие в моря и океаны, подобно бытовым и промышленным химическим загрязнителям. В результате происходит заражение многих морских обитателей не свойственными им патогенами. Так одноклеточные амёбы *Toxoplasma gondii* – паразитические простейшие, конечная стадия развития которых происходит в организме кошачьих (большой частью домашних кошек) и распространяющиеся с их экскрементами\* уже поразили многих морских млекопитающих (см. **Токсоплазма, Токсоплазмоз**).

\*Одна заражённая кошка с экскрементами выделяет в сутки до 10 млн. ооцист, которые в почве сохраняют вирулентность десятки лет.

**Полное превращение.** Тип постэмбрионального развития, при котором вылупившаяся из яйца личинка не похожа на взрослое насекомое и преобразуется в него не постепенно от возраста к возрасту, а в результате гистолитического метаморфоза на стадии куколки (см. **Куколка, Метаморфоз**).

**Полные антитела.** На основании серологических свойств различают *полные* и *неполные антитела*. Полные антитела обычно принадлежат к классу IgM. Способны, например, непосредственно вызывать агглютинацию эритроцитов. Неполные антитела (преимущественно класса IgG) только связываются с антигенами, но в силу небольших размеров не способны образовывать мостики между клетками, обеспечивающие агглютинацию.

**Половое размножение.** Основной способ воспроизводства для подавляющего большинства видов живых существ. В настоящее время существует более 40 различных теорий и гипотез, объясняющих огромную популярность этого способа размножения, но и у бесполого и полового процессов есть свои недостатки и свои достоинства. Считается, что половой процесс обеспечивает большую вариабельность генетического материала, позволяя тасовать его как колоду карт в процессе гаметогенеза, и одновременно объединять в зиготе различающиеся по аллелям гаплоидные геномы. Это, в свою очередь, даёт некий выигрыш в постоянной борьбе с паразитами, хотя обладание полом вряд ли может быть всегда лучшим приспособительным решением, гарантирующим эволюционный успех вида.

**Половой отбор.** Способ, обеспечивающий конкуренцию особей за доступ к половым партнёрам и позволяющий размножаться особям, обладающим не столько адаптивными, а скорее декоративными признаками, привлекающими самок. Хрестоматийные примеры – пышный и яркий павлиний хвост или выдающиеся вокальные данные соловья обеспечивают их обладателям репродуктивный успех. Критерии отбора могут быть самыми разнообразными даже у одного вида в различных популяциях, что справедливо и для человека, меняясь с течением времени.

**Половой стolon.** От лат. *stolonis* – *корневой побег* (термин взят из ботаники). Половой тяж – орган, расположенный внутри полового синуса (оба входят в состав осевого комплекса органов у иглокожих – морских звёзд). Внутри полового stolона находятся *первичные половые клетки*, которые для завершения созревания должны попасть в половые железы, где из них и образуются гаметы.

**Половой хроматин.** У самок млекопитающих во время раннего эмбрионального развития одна из X-хромосом становится факультативно гетерохроматичной и при микроскопии во многих клетках видна как *половой хроматин*. Последний может быть представлен в виде тельца Барра или как структура, называемая “*барабанные палочки*” (см. **Тельце**

**Барра**, “**Барабанные палочки**”). Эту особенность X-хромосом используют для ранней диагностики пола при беременности или в криминалистике.

**Половой фактор.** Саморепродуцирующийся генетический элемент бактерий, способный существовать в двух состояниях – *автономном* и *интегрированном*. В автономном состоянии половой фактор реплицируется независимо от бактериальной “хромосомы” (см. **Факторы F**). Продукты фактора F придают бактерии, обозначаемой  $F^+$ , способность переносить половой фактор в бактерию  $F^-$ , в результате чего клетка  $F^-$  становится клеткой  $F^+$  (мужской)\*. В то же время *интеграция* F-фактора в бактериальную “хромосому” приводит к тому, что половой фактор превращает  $F^+$ -клетку в  $Hfr$ -клетку\*\* (от англ. high frequency of recombination – *высокая частота рекомбинации*). Такой штамм образует прототрофные рекомбинанты с частотой в  $10^3$  раз большей, чем родительский штамм, а переход  $F^+$ -клетки  $\rightarrow$   $Hfr$ -клетку получил название “мутация плодовитости”. Естественно, что интегрированный половой фактор реплицируется как часть бактериальной “хромосомы”. Половой фактор относится к *эписомам* (см. **Эписомы, Пили**).

\*В 1952 г. клетки, которые могут передавать свои признаки, английский микробиолог Уильям Хейс назвал *мужскими* (клетки-доноры) и обозначил  $F^+$  (фактор плодовитости, от англ. fertile – *плодовитый*), а клетки принимающие –  $F^-$ , или *женскими* (реципиентными). Процесс передачи генетической информации назвали *рекомбинацией* и, как оказалось, он обладает полярностью (т. е. для него существует определённый (постоянный) порядок передачи признаков (генов)). Жакоб и Вольман (Jakob F., Wollmann E. L., 1957) установили, что мужская хромосома начинает входить в женскую клетку концом, противоположным тому, к которому присоединён половой фактор.

\*\*Штамм *E. coli*, обладающий высокой способностью к рекомбинации, был получен в 1950 г. Кавалли-Сфорца, который и дал ему соответствующее название. Позднее этот штамм стали называть  $Hfr$ Cavalli ( $HfrC$ ). При этом  $Hfr$ -клетки теряли свою способность заражать женские клетки половым фактором, но эта способность восстанавливалась, если  $Hfr$ -клетки вновь превращались в  $F^+$ -клетки.

**Половые клетки.** Гаплоидные клетки (сперматозоиды и яйцеклетки), продуцируемые первичными половыми органами. Синонимы – *зародышевые клетки, гамоциты, гоноциты и гаметы* (общепринятое название) (см. **Гаметы**).

**Полоциты\***. От греч. *polus* – *полюс* и *kytos* – *клетка* (в данном случае ооцит). Неспособные к оплодотворению побочные продукты мейоза гаметоцитов – небольшие клетки (состоящие почти исключительно из одного ядра), содержащие гаплоидный набор хромосом. Овогенез, как редукционный процесс, уменьшающий диплоидный набор хромосом в ооцитах до гаплоидного, сопровождается образованием *полоцитов*, которые в норме усыхают (отмирают). Различают: 1. Первый полоцит,

возникающий при образовании овоцита второго порядка. 2. Второй полоцит, возникающий при втором мейотическом делении, когда яйцо обычно уже находится в яйцевом. При этом образуется большая клетка овоцита и второй полоцит (см. **Овоцита**). Синонимы – *полярные тельца* (англ. polar bodies), *направительные тельца*.

\*Термин был предложен Вальдейером (W. Waldeyer, 1898), который охарактеризовал также и хромосомы.

**Полусибсы.** От англ. sibs < (sibling – *дети одних родителей* (братья, сестры)). Дети, у которых только один общий родитель. Относятся к родственникам *второй степени родства*. Дети, имеющие одну общую мать, называются *единоутробными*, а общего отца – *единокровными*. В первом случае дети имеют большее генетическое сходство, так как, кроме половины общих генов, имеют и общую митохондриальную (цитоплазматическую) наследственность. Во втором случае цитоплазматическая наследственность достаётся от разных женщин (см. **Сибсы**).

**Полярность клеток.** От ср. лат. polaris < греч. polus – *относящийся к полюсу*. Буквально, обладание двумя противоположными полюсами. Особенность строения клеток, при которой одна поверхность отличается от другой. Большинство клеток многоклеточного организма проявляют полярность, но особенно она выражена для эпителиальных клеток. Различают *базальную, базолатеральную и апикальную* поверхности.

**Популяционная генетика.** От лат. populatio – *население*. Раздел генетики, изучающий генетическую структуру популяций и генетические эволюционные факторы, определяющие эту структуру.

**Популяция.** От лат. populatio – *население* (populus – *народ*). Совокупность особей относительно изолированной группы организмов одного биологического вида, живущих на территории, границы которой обычно совпадают с границами биоценоза (ареала обитания), включающего данный вид. Популяция – наименьшее, изменяющееся во времени, подразделение вида. Обычно скрещивание между представителями разных популяций (приводящее к появлению гибридов) осуществляется значительно реже, чем внутри одной популяции\*. В естественных условиях встречаются разные типы популяций (замкнутые, изогенные, менделеевские\*\*, сбалансированные). Популяции одного вида различаются частотой встречаемости тех или иных аллелей. Соответственно одни и те же признаки в разных популяциях проявляются по-разному. Следует отметить, что человеческие популяции значительно более гетерогенны (имеется ввиду *генетическая гетерогенность*), чем популяции животных.

\*Более короткие определения популяции: 1. Группа свободно скрещивающихся или способных к скрещиванию организмов, населяющих определённый ареал. 2. Совокупность особей, обладающих одинаковым способом репродукции и подверженных одинаковому действию отбора

(особей с характерным фенотипом и генотипом, обусловленными отбором).

\*\*Определение, данное С. С. Четвериковым (1926 г.).

**Пориновый комплекс.** От греч. *poros* – *проход, отверстие, брод*. Ядерная пора. Представляет собой участок ядерной оболочки, через который осуществляется энергозависимый и регулируемый транспорт ядерных белков из цитоплазмы в ядро и из ядра в цитозоль (цитоплазму) разнообразных типов РНК (а также их комплексов с белками), включая вновь синтезированные в ядрышке рибосомы. Пептиды и гистоны проникают в ядро свободно, а более крупные белки (> 40 kDa) несут одну или несколько внутримолекулярных сигнальных последовательностей (участков, состоящих из 4–5 основных аминокислотных остатков), с помощью которых они связываются с пориновым комплексом, называемым “октагоном”\*. Синоним – *ядерный поровый комплекс* (см. **Сигнальные участки, Ядерный поровый комплекс, РНК-надзор**).

\*От греч. *oktagonon* – *восьмиугольник*. Супрамолекулярная структура ядерного порового комплекса (NPC – nuclear pore complex), локализованная в мембранной перфорации ядерной оболочки диаметром ~7 нм и имеющая октогональную симметрию. Состоит из 1000 белков-*нуклеопоринов* (“белков-привратников”).

**Порины.** От греч. *poros* – *проход, отверстие, брод* и *protein* – *белок*. Белки пор, образующие каналы (гидрофильные трансмембранные поры). Относятся к трансмембранным каналообразующим белкам, имеющим несколько  $\alpha$ -спиральных внутримембранных доменов (могут также состоящие из нескольких полипептидных цепей, способных к олигомеризации) или состоящие из нескольких изогнутых  $\beta$ -складчатых слоёв. Эти белки-димеры или тримеры (ди- или тримерные белки, формирующие структуры с двумя или тремя отдельными порами)\* образуют поры в наружной бактериальной мембране, заполненные водой и обеспечивающие процесс переноса ионов и водорастворимых веществ (полярных соединений с массой до 600 kDa). Такой перенос называется *облегчённой*, или *опосредованной диффузией*. Порины могут также содержать многоцепочечные сегменты, имеющие  $\beta$ -конформацию и образующие  $\beta$ -цилиндры\*\* – полярные трансмембранные проходы. Различают *порины специфические*, например, такие как PhoE (фосфопорин E) у *E. coli* и PhoP у *Pseudomonas*, пропускающие фосфат, или PhoD, пропускающий глюкозу у *Pseudomonas* и *порины общие*, такие как белки OmpC и OmpF у *E. coli*, обеспечивающие менее специфический транспорт мелких молекул. Клетки *E. coli* реагируют на изменение осмолярности среды, изменяя уровень синтеза белков поринов OmpC и OmpF. Экспрессию *общих поринов* регулирует двухкомпонентная сигнальная система (*osm*)\*\*\*, чувствительная к осмотическому давлению среды.

У высших организмов пориноподобные белки найдены в мембранах митохондрий и пероксисом, а также в мембранах хлоропластов (пластид).

\*Примером служит фосфолипаза, представляющая собой  $\beta$ -цилиндр, состоящий из 12  $\beta$ -складок. Переносчик мальтозы *мальтопорин*, представляет собой тример, каждый мономер которого состоит из 16  $\beta$ -складок.

\*\*Трансмембранные сегменты белка формируют  $\beta$ -слои, укладываемые в виде цилиндра (бочкообразные структуры,  $\beta$ -бочки). Так белок ФерА, участвующий в обмене железа у *E. coli*, содержит 22 пересекающих мембрану  $\beta$ -цепочки.

\*\*\*От греч. *osmos* – толчок.

**Поровые клетки.** От греч. *poros* – проход, отверстие. Особые клетки интерстициальной соединительной ткани у брюхоногих моллюсков, образующие впячивания плазматической мембраны, наподобие пор, и синтезирующие дыхательные пигменты.

**Порогамия.** От греч. *poros* – проход, отверстие, *gamos* – брак и *-ia* – условия. Процесс прорастания пыльцевой трубки в семязпочку через микропиле (см. **Микропиле**, **Апорогамия**).

**Порода\*.** Группа сельскохозяйственных животных одного биологического вида, отличающаяся специфическими внешними и конституционными признаками, а также полезными потребительскими качествами, *устойчиво* передающимися по наследству. В связи с этим английская писательница Элиот Джордж (Мэри Энн Эванс, 1819–1880) когда-то афористично сказала: “*Порода сильнее пастбища*”, тем самым, утверждая, что наследственность сильнее окружающей среды.

\*Термин также применяется в лесном хозяйстве и плодоводстве (породы деревьев).

**Пороки развития.** Врождённые дефекты развития организма. К ним относятся следующие нарушения развития: *аплазии* (агенезии) – полное отсутствие органа; *гипоплазии* – недоразвитие; *гиперплазии* – увеличение объёма органа; удвоение или увеличение числа органа (например, добавочные селезёнки); *атрезия* (от греч. *tresus* – отверстие) – полное отсутствие или закрытие канала органа (атрезия пищевода); стеноз (от греч. *stenos* – узкий, тесный) – сужение канала. Редко встречается “неразделение” или слияние двух симметрично, или асимметрично развитых однойцевых близнецов (сиамские близнецы), слияние органов (синдактилия, синфалангия – сращивание пальцев), где греч. приставка *sin* означает *вместе, совместно*. Часто встречается сохранение (персистирование) эмбриональных структур, исчезающих в норме (например, незаращение Боталлова протока). Незаращение эмбриональной щели – *дизрафия* (где лат. *raphe* – шов), например, дизрафия позвоночника. *Эктопия* – смещение органа или его части в необычное место (см. **Тератология**).

**Порошица.** От греч. *poros* – проход, отверстие. Постоянное место на клеточной поверхности у инфузорий, откуда происходит выброс не переваренных продуктов. Аналог анального отверстия.

**Портальная вена.** От лат. porta – *ворота, дверь, вход, выход*. Воротная вена печени. Входит в “ворота печени” – глубокую поперечную борозду на висцеральной поверхности органа, расположенную между квадратной и хвостатой долями.

**Порус.** От греч. rogos – *проход, канал*. Узкое входное отверстие в окаймлённых порах, за которым следует поровая камера (см. **Торус**).

**Порфиурия.** От греч. porphyræos – *пурпурный*, uron – *моча* и -ia – *условия*. Выделение порфирина и его производных с мочой (см. **Порфирины**).

**Порфирины.** От греч. porphyræos – *пурпурный*. Широко распространённые в природе пигменты, состоящие из четырёх пиррольных колец, объединённых в циклическую структуру. Порфирины в качестве простетической группы (в виде порфиринового кольца) входят в состав белков-хромопротеидов. К таким белкам относятся: 1. Гемоглобины, миоглобин (содержат *гем*)\* и гемоцианин\*\*. 2. Каталаза и пероксидаза (содержат *гемин*\*\*\*). 3. Цитохромы *a* (содержит *цитогемин*), *b* и *c* (содержат *гемин*). 4. Хлоролипопротеиды, в состав которых входят хлорофиллы *a* и *b*\*\*\*\*. Все они также относятся к *металлопорфинам*. К порфинам относятся и жёлчные пигменты.

\*Гем содержит  $Fe^{2+}$ .

\*\*Гем содержит Cu.

\*\*\*Гемин содержит  $Fe^{3+}$ .

\*\*\*\*Содержат Mg.

**Порфирия.** От греч. porphyræos – *пурпурный* и -ia – *условия*. Аутосомно-доминантная или приобретённая\* болезнь обмена веществ, связанная с различными нарушениями синтеза порфирина (порфиринового кольца гема), эффекты которого заметны после приёма барбитуратов. Относится к редким заболеваниям крови и сопровождается выраженной анемией, при которой порфирины накапливаются в коже, костях и зубах, становясь токсичными на свету\*\*. Наследственная порфирия вызывается дефектом гена, расположенного в 19-ой хромосоме и представляет собой следствие генетического феномена, получившего название “эффект основателя”\*\*\* (см. **Эффект основателя**). Такая врождённая порфирия может приводить к деформации ушей и носа, к язвам на губах и дёснах, к рубцеванию и пигментированию кожи в виде коричневых пятен.

\*Результат воздействия определённых химических веществ.

\*\*Клинические особенности порфирии привели к возникновению легенд о Дракуле, вампирах и вурдалаках, пьющих кровь в качестве лечебного средства, избегающих солнечный свет и боящихся чеснока, который содержит вещества, усиливающие симптомы болезни.

\*\*\*Один из вариантов порфирии распространён среди Африканёров (буров, или форд-рэкеров) ЮАР – потомков небольшой группы французских, датских, голландских и немецких переселенцев.

**Поры.** От греч. rogos\* – *проход, отверстие*. 1. Выходы потовых желёз на поверхности кожи. 2. Поры ядерной оболочки (поровые ядерные

комплексы – *октагоны*). 3. Фильтрационные поры между малыми ножками подоцитов – компоненты фильтрационного барьера почечного тельца (капсулы Шумлянско-Боумана в нефроне) (см. **Подоциты, Поринный комплекс**).

\*Вспомните пролив Босфор, соединяющий Чёрное и Мраморное моря, название которого образовано от греч. Βοσπορος – “Коровий брод”.

**Порядок зацепления.** Англ. Lk. Величина, характеризующая спирализацию кольцевой (замкнутой) молекулы ДНК и выражающаяся значением  $N/\gamma_0$ , где  $N$  – число пар оснований в ДНК, а  $\gamma_0$  – число пар оснований, приходящихся на один виток двойной спирали в линейной ДНК, находящейся в тех же условиях.

**“Посадочные площадки”.** В стерической структуре многих регуляторных белков-киназ\*, транскрипционных факторов и адаптерных белков обнаружены специальные сайты для связывания с нужными молекулами – “посадочные площадки” (от англ. docking grooves, где docking – *производит стыковку, ставить в док, т. е. на место* и grooves – *канавка, желобок, прорез, паз*). Например, белки АКАР, удерживая каталитические и регуляторные субъединицы РКА вблизи определённых структур клетки, выступают в роли бивалентных или мнововалентных поддерживающих каркасов (скэффолдов), создающих оптимальные локальные условия для протекания ферментативных реакций (см. **Адаптерные белки, Гравин**).

\*В частности, ERKs, JNK и p38.

**Послед (secundinis\*).** Плацента и оболочки плода, выходящие из матки после родов (отсюда и возникло название). Интересно отметить, что стадные копытные животные, например, антилопы съедают послед, чтобы не распространялся запах, который могут почувствовать хищники. Синоним (для человека) – *детское место*.

\*От лат. secundus – *следующий, второй*.

**Постмитотические клетки.** От лат. post – *после* и *митоз*. Клетки, утратившие способность к возобновлению деления (митотическому делению) в результате терминальной дифференцировки (постмитотической дифференцировки), или клеточного старения. По свойствам противоположны стволовым клеткам, обладающим неограниченной способностью к самообновлению. Гены и белки, индуцирующие постмитотическую дифференцировку, в конечном счёте, действуют на процесс деления подобно опухолевым супрессорам (см. **Гены опухолевые супрессоры (TSG), Дифференцированные клетки**).

**Потамопланктон.** От англ. potamic – *речной* и *планктон*. Планктон текучих вод (см. **Реопланктон**).

**Поток генов.** Проникновение генов в популяцию путём вторжения\* (миграции) в популяцию их носителей и заключения браков с коренным населением (в случае с животными – путём скрещивания с особями аборигенной популяции).

\*Примером такого потока генов явилось для славянской Руси и Восточной Европы татаро-монгольское нашествие.

**Потоцитоз.** От англ. potable – *питьевой* < лат. poto (potum) – *пить, напиваться* (или греч. poteo – *пью*), kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Патологическое состояние клетки, связанное с неконтролируемым поглощением воды (при отёке клетки) и характеризующееся образованием на поверхности клетки цитоплазматических выростов в виде пузырей (так называемых *саркодных* пузырей\*, в которых отсутствуют органоиды). В отличие от *сферул* эти пузыри никогда не возвращаются в клетку (см. **Сферулы, Блистеры**).

\*От греч. sarcodes – *состоящий из мяса*.

**Постуральный.** От лат. positura – *положение, постановка тела*. Зависящий от позы, относящийся к позе. Например, *постуральная гипотензия*, возникающая при приёме  $\alpha_1$ -адреноблокаторов.

**Правило Бергмана\*.** Согласно правилу представители теплокровных животных, обитающих в северных областях, крупнее своих южных сородичей (другими словами, абсолютные размеры тела возрастают в высоких широтах). Увеличение массивности тела, уменьшает отношение площади поверхности тела к объёму, что помогает животным экономить тепло и энергию. Следует отметить, что правило Бергмана не всегда имеет строгое подтверждение, поскольку список исключений достаточно велик\*\*, и, тем не менее, считается справедливым. В настоящее время зависимость размеров тела от температуры окружающей среды объясняют изменениями скорости метаболизма; при более высоких температурах среды обитания скорость метаболизма выше и, следовательно, животные быстрее созревают при меньших размерах тела, поскольку при высоком уровне метаболизма требуется больше пищи и, если её не хватает, природа стремится направлять потоки энергии не на увеличение роста, а на размножение. Это касается и животных, не способных поддерживать постоянную температуру тела, например, хвостатых земноводных.

\*Немецкий биолог и клиницист Карл Густав Бергман (Bergmann, 1878–1955), разработал учение о функциональной патологии.

\*\*Например, краснозобая казарка, гнездящаяся далеко на севере, самый маленький из гусей.

**Правило Алле.** Устаревшее правило конца XIX века, согласно которому продольная ось эллиптического яйца у насекомых совпадает с главной осью тела формирующегося в нём существа, а также с направлением главной оси тела материнского организма. Из правила следует, что эмбриогенезы насекомых относятся исключительно к протаксонным, хотя это не совсем так (см. **Протаксония, Плагиаксония**).

**Правило Гейдвига.** Оно гласит, что в яйцеклетках ядро располагается всегда там, где нет желтка. В *алецитальных* и *изолецитальных* яйцах ядро находится в геометрическом центре,

а в телолецитальных яйцах – ближе к анимальному полюсу. Ось митотического веретена первого деления-дробления обычно направлена вдоль наибольшей протяжённости “чистой” цитоплазмы.

**Правило Копа.** Эмпирическое обобщение, согласно которому эволюция обычно идёт в сторону увеличения размеров тела.

**Прайд.** От англ. pride – *высокое положение, самое лучшее состояние (гордость, спесь)*. Из семейства кошачьих львы – единственные животные, живущие сообществами, которые и называются прайдами. Прайд – это союз трёх и более львов. Он может включать несколько равных по положению самок с детёнышами, которые охотятся вместе. Как правило, главенствующее положение льва-самца временное, он может быть заменён другим, более сильным львом, убивающим детёнышей от прежнего самца. Молодые, вступающие в половую зрелость самцы, из прайда изгоняются. Напротив, состарившиеся или больные львицы из прайда не изгоняются и подкармливаются (см. **Коалиция**).

**Праймаза (DNA-pimase).** От англ. primary – *первоначальный, первичный*. Специальная РНК-полимераза, синтезирующая короткие РНКовые молекулы (праймеры), в процессе инициации репликации ДНК в клетке. У *E. coli* праймаза – это продукт гена *dnaG*, представляющий собой одиночный полипептид массой 60 kDa. Праймаза DnaG ассоциируется с репликативным комплексом и синтезирует праймер длиной 11-12 оснований. Праймер начинается последовательностью rrrAG, комплементарной триплету 3'-GTC-5' матричной цепи. Синоним – *ДНК-зависимая РНК-полимераза, синтезирующая праймер*.

**Праймер (RNA-primer).** От англ. primary – *первоначальный, первичный*. Короткая последовательность (обычно РНК), комплементарно взаимодействующая с одной из цепей ДНК и образующая свободный 3'-ОН конец, с которого ДНК-полимераза начинает синтез новой дезоксирибонуклеотидной цепи\*. У *E. coli* праймер достраивается ДНК-полимеразой-III до фрагмента длиной 1000-2000 нуклеотидных звеньев, который называется *фрагментом Оказаки*. Следующий фрагмент, синтезирующийся на “отстающей цепи”, начинается с нового праймера (“повторная инициация” в отличие от разовой инициации лидирующей цепи) (см. **Отстающая цепь, Фрагменты Оказаки**). Синоним – *РНК-затравка*.

\*Напротив, для инициации синтеза РНК праймер не требуется, а в качестве матрицы используется только одна так называемая “плюс-цепь” ДНК.

\*Ревертаза также нуждается в праймере.

**Праймосома.** От англ. primary – *первоначальный, первичный* и греч. soma – *тело*. Структура, возникающая в репликационной вилке при связывании праймазы с геликазой. Синтезирует РНКовый праймер (затравку), к 3'-концу которой ДНК-полимераза III начинает добавлять дезоксирибонуклеозилтрифосфаты.

**Прандиальный.** От англ. шутол. слова *prandial* – *обеденный* < лат. *prandium* – *завтрак, еда*. Слово используется в значении *алиментарный* (пищевой). Например, *прандиальная секреция инсулина*, когда синтез гормона включается только после приёма пищи, в отличие от базальной секреции, сохраняющейся в норме на незначительном уровне всегда (см. **Базальный**). Второй пример, *прандиальная гликемия* (гипергликемия).

**Преадипоциты.** От лат. *prae* – *перед* и адипоциты (см. **Адипоциты, Липоциты**). Малодифференцированные фибробласты бурой жировой ткани. Дифференцировка преадипоцитов в клетки бурой жировой ткани начинается у плода возрастом 20 недель. При рождении масса клеток бурой жировой ткани составляет 1% от массы тела младенца. После рождения в организме младенца постепенно начинает развиваться белая жировая ткань и снижается количество бурой. У взрослых людей преадипоциты могут частично превращаться в адипоциты бурой жировой ткани в процессе адаптации организма к длительному охлаждению (см. **Жир бурый, Жир белый, Ирисин**).

**Преальбумин.** От лат. *prae* – *перед* и *albumen* (*albuminis*) – *белок*. Белок альбуминовой фракции плазмы крови, способный транспортировать гормон *тироксин* и его метаболит *йодтиронин*. Синоним – *транстиретин*.

**Пребиотики.** От лат. *prae* – *впереди, перед* и *bio* (*bios*) – *жизнь*. Ингредиенты пищи, ускоряющие рост нормальной микрофлоры (безвредных бактерий-симбионтов, и не метаболизирующиеся в верхних отделах кишечника\*. К пребиотикам в основном относятся углеводы, в числе которых такие полисахариды, как инулин и различные растительные волокна (клетчатка, отруби, вещества, содержащиеся в цикории), а также некоторые олигосахариды и лактулоза. Образно пребиотики можно назвать “пищей для бактерий”. На фоне правильного питания (при наличии в пище пребиотиков) формируется правильная микрофлора (пробиота), что препятствует развитию дисбактериозов\* (см. **Пробиотики, Дисбактериоз**).

Интересно отметить, что раньше в пище больше присутствовало ферментированных продуктов (т. е. продуктов с пребиотиками и пробиотиками).

\*Существует выражение – “*хороших бактерий кормим пребиотиками, плохих – мясом*”.

\*\*Термин с не совсем ясным содержанием.

**Превентивный.** От лат. *praeventus* – *предохранительный, предупреждающий*. Например, превентивные прививки, превентивная борьба с инфекциями.

**Прегнан.** От лат. *praegnas* – *беременность*. Углевод, из которого синтезируется ряд таких физиологически активных веществ как: 1. Прогестероны. 2. Некоторые адренкортикоиды. 3. Прегнановые спирты и кетоны.

**Прегненолон.** Общий предшественник всех кортикостероидов, образующийся из холестерина (холестерина). Из прегненолона образуются прогестерон и 17 $\alpha$ -гидроксипрегненолон, из которых образуются андрогены, а из прогестерона через 17 $\alpha$ -гидроксипрогестерон → 11-дезоксикортизол → кортизол. Из прогестерона через ряд превращений (11-дезоксикортикостерон → кортикостерон → 18-гидроксикортетикотерон → альдостерон). Образование альдостерона стимулирует ангиотензин II, а кортизола АКТГ.

16-дегидропрегненолон (16-D) – действующее начало многих пероральных противозачаточных средств. Содержится в диком ямсе. Определённые виды паслёна (*Solanum*) содержат *соласодин*, который легко можно превратить в 16-D.

**Предикторы.** От англ. predictor – *предсказатель* < лат. praedictum – *предсказание* (praedictivum – *прогностический*). Различные факторы – физиологические, биохимические (молекулы-маркёры), позволяющие ещё до появления клинических симптомов прогнозировать развитие заболевания. Так, например, были обнаружены определённые нейромаркёры – предикторы когнитивных расстройств, с помощью которых можно предсказывать развитие болезни Альцгеймера за десять лет до появления клинических симптомов. Один из них – медленно-волновая активность в лобных отделах коры головного мозга, которую можно зафиксировать с помощью мультисканальной ЭЭГ (электроэнцефалографии) (см. **Болезнь Альцгеймера**).

**Преднизолон.** Синтетический (дегидрированный) аналог кортизола с аналогичным действием, использующийся в клинической практике как противовоспалительное средство.

**Предраковые состояния.** Большая группа патологических состояний (отклонений от нормы), характеризующихся регенерацией и гиперплазией тканей (усиленной пролиферацией клеток). Хорошо известно, что *in vivo* легче всего вызвать рак печени у экспериментальных животных с помощью канцерогенов, вводимых на фоне активной регенерации печени после ЧГЭ (частичной гепатэктомии). К “предракам” относятся такие состояния как лейкоплакия в полости рта, полипозы толстого отдела кишечника, эрозии слизистых оболочек (эрозия шейки матки), мастопатии с узелковыми образованиями, узловатое увеличение щитовидной железы (узловой зоб) и т. д.

**Предсказательная генетическая диагностика.** Диагностика многих, в том числе редких неизлечимых генетических заболеваний, проводимая с помощью различных современных методов, включая методы секвенирования ДНК, позволяющая предсказывать развитие у новорождённого определённого заболевания (диагностика, проводимая беременным женщинам), или контролировать его течение с помощью наблюдения специальных стратегий жизни пациента.

**Презентация антигена.** Внутриклеточный процесс подготовки антигена, приводящий к его разрушению с помощью протеасомы до олигопептидов, которые образуют со стабилизированными *кальнексином* молекулами I или II классов МНС\* комплексы, экспонирующиеся на клеточной поверхности антигенпрезентирующих клеток (В-клеток, макрофагов и дендритных клеток). В результате такие подготовленные пептиды становятся доступными для распознавания Т-клеточными антигенраспознающими рецепторами. Другими словами, они становятся *антигенными*. Синоним – *представление антигена*.

\*Взаимодействие пептида с молекулой МНС приводит к отделению кальнексина (см. **Кальнексин**).

**Презумптивный.** От лат. *presumptivus* – *предполагаемый* (основанный на вероятности). До конца ещё не выясненный. Например, *презумптивные* зачатки органов в яйце.

**Преимплантационная генодиагностика (ПИГД).** Диагностика, при которой устанавливается генотип (выявляются мутантные гены) эмбриона, полученного путём *экстракорпорального оплодотворения\** (ЭКО, или IVF – *in vitro fertilization* – *оплодотворение в пробирке*). ПИГД предпочтительнее пренатальной диагностики. Синоним – *доимплантационная генетическая диагностика*.

\*С этой целью извлекается одна из клеток эмбриона, выделяется и с помощью ПЦР амплифицируется её ДНК, после чего проводятся тесты на наличие мутантных аллелей.

**Прекоциты.** Калька от англ. *precocity* – *раннее, преждевременное развитие, скороспелость*. 1. Термин используется для обозначения преждевременного наступления профазы в мейозе. 2. Также обозначает преждевременное, необычно раннее физическое и психическое развитие ребёнка.

**Прекоцены.** От лат. *precocus* – *скороспелый*. Растительные вещества – антагонисты ювенильного гормона насекомых, вызывающие преждевременный метаморфоз личинок и нарушение диапаузы.

**Прекурсоры.** От лат. *precursor* – *предшественник* < *prae* – *перед* и *curso* – *непрерывно бегать*. В общем смысле, прекурсоры – всё, что предшествует чему-то другому, или всё, из чего последующее происходит. 1. Клетки-предшественники\* (унипотентные стволовые клетки). Например, *прекурсоры* моноцитарно-макрофагальной линии дифференцировки при гемопоэзе. 2. Вещества-предшественники, из которых синтезируются физиологически активные соединения.

\*Термин указывает на то, что пути развития этих незрелых клеток уже predeterminedены.

**Премедикация.** От лат. *pre* (*prae*) – *перед* и *medicatus* – *целебный, целительный, лечебный*. Подготовительный этап в лечении, чаще хирургическом, заключающийся в предварительном лечении с помощью каких-либо лекарственных средств (см. **Медикация**).

**Преморбидный.** От лат. *prae* – *перед, впереди* и *morbus* – *болезнь, недуг* (лат. *morbidus* – *больной, нездоровый*). Связанный с состоянием, предшествующим болезни, недугу. Предболезненное, предклиническое состояние. Синоним – *продром* (предтеча болезни) (см. **Продром**).

**Пре-мРНК.** От лат. *prae* – *перед*. Первичный продукт транскрипции, РНК из класса гетерогенных ядерных РНК (гяРНК), подлежащая созреванию (процессингу, сплайсингу и модификации), после которого она превращается в зрелую мРНК (иРНК) (см. **Гетерогенные ядерные РНК (гяРНК)**).

**Пренатальная диагностика.** От лат. *pre* (*prae*) – *перед, до* и *natalis* – *родовой, относящийся к родам*. Дородовая диагностика, проводимая с целью выявления наличия у плода генетических отклонений. Другими словами, определение наследственных заболеваний на стадии эмбрионального развития. Прежде всего показана диагностика так называемой “группы риска” – беременные женщины, старше 35 лет, женщины, уже родившие неполноценных детей, женщины отягощённые предрасположенностью к каким-либо наследственным заболеваниям (а равно и их мужья). Диагностика включает в себя неинвазивные и инвазивные методы. К инвазивным методам относятся *амниоцентез, плацентоцентез, кордоцентез*, предполагающие исследование околоплодных вод, плаценты, хориона (проводится отбор ворсинок хориона) и тканей эмбриона.

**Пренатальный.** От греч. *pre* (*prae*) – *перед* и лат. *natalis* – *относящийся к родам*. (англ. *natalitis* – *рождаемость*). Предродовой (дородовой) период развития, или пренатальная диагностика наследственных заболеваний и хромосомных нарушений путём цитогенетического и биохимического анализа клеток околоплодной жидкости (см. **Перинатальный**).

**Пренилирование белков.** Присоединение к белкам пренильных остатков\* (связывание их с фарнезолом (C<sub>15</sub>) или геранил-гераниолом (C<sub>20</sub>)), которые служат мембранными липидными якорями. Например, якорь белка Rab\*\* (мономерной ГТФазы), расположенный на С-конце молекулы, состоит из двух прениловых (геранил-гераниловых) цепей, которые закрепляют белок на мембране.

\*Остатки изопреноидов.

\*\*Ras-подобные Rab ГТФазы (Rab-GAP, стимулирующая гидролиз ГТФ), название которых произведено от англ. *rat brain* – *мозг крысы*. Белки впервые были обнаружены, как гомологи ГТФаз дрожжей Ypt1p, при скрининге кДНК-библиотек головного мозга крысы. Белок Rab участвует в процессах везикулярного транспорта из ЭПР в аппарат Гольджи, а также в самом аппарате Гольджи.

**Препуциальный.** От лат. *preputium* < *pre* – *перед, впереди* и *putamen* (*puto*) – *шелуха, кожа*. Относящийся к крайней плоти.

**Препуций.** От лат. *pre* – *перед, впереди* и *putamen* (*puto*) – *шелуха, кожа* (англ. foreskin). Крайняя плоть полового члена (см. **Смегма, Фимоз, Циркумцизия**).

**Пререпликативный период\***. Термин обозначает *отрезок времени между воздействием митогенного стимула на клетку и началом синтеза ДНК*. По метаболическим особенностям *пререпликативный период* условно подразделяют на ранний и поздний. Они отграничены друг от друга определённым моментом, получившим название “пункт ограничения” (“*restriction point*”), а также “пункт Парди”, пройдя который клетка становится необратимо *коммитированной* в цикл. Для прохождения клеткой раннего пререпликативного периода необходимы *факторы компетенции*, а позднего – *факторы прогрессии*.

\*Термин был предложен итальянским цитологом Ренато Базергой (R. Baserga, 1968).

**Пресбиопия.** От лат. *presbiopia* – *старческая дальнозоркость*. Физиологическое ослабление аккомодационной способности глаз\*, проявляющееся с возрастом. Характеризуется удалением ближайшей точки ясного зрения более чем на 22 см от глаз (см. **Гиперметропия**).

\*Из-за потери хрусталиком эластичности.

**Пресенилины.** От лат. *prae* – *пре, перед* и *senilis* (*senex*) – *старческий*. Родственные гены (*presenilin 1* и *2*), отвечающие за предрасположенность к развитию болезни Альцгеймера. Кодировать особый класс внутримембранных белков, служащих составной частью аспартильной протеазы-секретазы- $\gamma^*$ , участвующей в образовании избыточных количеств опасного фибриллогенного пептида *бета-амилоида* (А-бета, содержащего 40–42 аминокислотных остатка), образующего труднорастворимые комплексы и филаменты, в свою очередь, участвующие в формировании на нейронах амилоидных бляшек, которые запускают каскад процессов, приводящих к изменению *tau-белков* ( $\tau$ -белков), локализованных внутри нейронов. Мутации в генах пресенилинах характерны для семейных форм болезни Альцгеймера, характеризующихся ранним началом (см. **Болезнь Альцгеймера, Бета-амилоид, Секретазы, Тау-белки**).

\*Гамма-секретазы.

**Пресинаптический комплекс.** От лат. *prae* – *пре, перед* и греч. *synapsis* – *соединение, связь*. Комплекс белка ResA с однонитевой ДНК. Образуется на первом этапе реакций обмена нитей в процессе рекомбинации (см. **Рекомбинация гомологическая**).

**Префабрикация.** От лат. *prae* – *пре, перед* и *fabricatus* – *изготовленный*. Формообразование тканей со специально заданными свойствами на основе биodeградируемых материалов для пластической регенеративной (реконструктивной) медицины. Технологии префабрикации позволили воссоздать зрелую хрящевую ткань в виде ушной раковины человека из хондробластов крысы.

**Преферендум.** От лат. *preferendum* – *то, чему отдаётся предпочтение*. Экологический термин, обозначающий предпочитаемые условия для обитания вида. Например, преферендум обитания моллюсков, имеющих раковину – почвы с рН 7–8.

**Преферентные виды.** От лат. *praefereutio* – *предпочтение*. Виды, предпочитающие один из биоценозов, хотя и встречающиеся в нескольких смежных биоценозах (иначе, *тихоценные виды*).

**Преформизм.** От лат. *praeformo* – *предобразую*, где *praе* – *перед* и *forma* – *наружный вид, облик, очертание*. Наивная механистическая (эволюционная) теория, согласно которой в половых клетках предсуществуют материальные структуры и признаки будущего организма. Согласно взглядам преформистов\*, зародыш микроскопических размеров, соответствующий по строению взрослому организму, уже находится (вложен) в сформированном состоянии в яйце (овизм) или в сперматозоиде (анималькулизм), а в процессе развития происходит лишь увеличение его размеров и уплотнение тканей (развёртывание предопределённых структур) (см. *Гомункулус, Эпигенез*). Синоним – *преформация*.

\*Первые высказывания о природе наследственности принадлежат Гиппократу, который предполагал, что в семени содержатся мельчайшие частички, представляющие все части тела (готовые образцы частей тела) родителя (см. *Гиппократ*). Преформистских взглядов придерживались микроскописты XVII века Марчелло Мальпиги (1628–1694), Антони ван Левенгук (1632–1723), Ян Сваммердам (1637–1680)

**Префронтальная кора.** От лат. *praе* – *пре, перед* и фр. *frontal* – *лобовой* < лат. *frons, frontis* – *лоб* и *кора*. Передняя часть лобной коры\*. Область коры головного мозга, часть неокортекса – “высший контролирующий орган”, располагающаяся непосредственно за лобной костью черепной коробки и составляющая практически треть коры больших полушарий у человека (площадь префронтальной коры у человека в 6 раз больше, чем у шимпанзе, что говорит о диспропорциональном её развитии у человека и это может быть предрасполагающим фактором возникновения психических патологий). Это наиболее эволюционно молодая область мозга – своеобразный центр управления высшими *когнитивными функциями*. Нейроны префронтальной коры отвечают за интеллект, абстрактное мышление и самоидентификацию человека, обеспечивая индивидуальность и уникальность каждого из нас. Они играют роль координатора, управляющего нашими эмоциями и поведением, и посылают сигналы в более древние (архаичные) структуры головного мозга, такие как гипоталамус, миндалина и стриатум, подавляя их активность. Другими словами, префронтальная кора подавляет действия, не соответствующие мыслям (т. е. осуществляет то, что мы называем *сознанием*). В процессе онтогенеза префронтальная кора созревает позже, чем любая другая структура мозга, окончательно формируясь только в конце пубертатного

возраста. Сравнительные геномные исследования показали, что из примерно одной тысячи генов, характерных только для приматов, 250 активны только в развивающейся префронтальной коре. А из 280 генов, уникальных для человека, 54 очень активны в развивающейся префронтальной коре. Исследования последних лет также показывают, что эта область головного мозга очень чувствительна к стрессу. При возрастании в крови и ткани головного мозга концентрации стрессовых гормонов и нейромедиаторов (кортизола, адреналина, норэпинефрина и дофамина) блокируется часть функций префронтальной коры из-за нарушения связи между её нейронами\*\* и в результате начинают доминировать глубинные структуры мозга, отвечающие за эмоции и неконтролируемое поведение\*\*\* (см. **Когнитивные функции**). Интересно отметить, что у эволюционно продвинутых морских млекопитающих (дельфинов, белух) наибольшее развитие получила теменная, а не префронтальная кора головного мозга.

\*Не очень удачный термин, вводящий в заблуждение, поскольку обозначает то, что лежит *впереди* (pre – *перед*) лобной коры. Древние анатомы поверхностному слою головного мозга дали название cortex – *кора* по аналогии с корой дерева. У человека кора образована шестью горизонтальными слоями клеток. Этот слой также называется “серым веществом”; так кора воспринимается при взгляде на неё невооружённым глазом. Этот слой также называется “*неокортексом*” (из-за эволюционной молодости; возникла около 200 млн. лет назад), а также “*плащом*” (pallium), поскольку наружная поверхность головного мозга как бы покрыта тонким покрывалом. Для “*палеокортекса*” (древняя лимбическая кора, например, у ящерицы) характерно 5 слоёв клеток.

\*\*При этом в нейронах префронтальной коры на время выходят из строя синапсы. Обусловлено это тем, что в принимающих нейронах (в их постсинаптической мембране) открываются каналы, вызывающие потерю сигналов, и активность межнейронных связей падает, приводя к снижению доминирующего контроля со стороны префронтальной коры над глубинными структурами мозга.

\*\*\*Повышение активности миндалины и стриатума, вызванное сильным стрессом, приводит к потере самоконтроля и развитию таких негативных эмоций, как страх и приступы паники, приводящие к гиперактивности или, наоборот, ступору.

**Прецессия\***. От лат. praecessio – *предваряю*. 1. Ускоренное продвижение половых хромосом к полюсам клетки по сравнению с аутосомами в процессе митоза (в анафазе). Синоним – *гетерокинез* хромосом.

\*Термин предложил американский цитолог Вильсон (E. V. Wilson, 1928).

2. Неоднозначное спаривание между основаниями (в кодоне и антикодоне) двойной цепи ДНК, в противоположность нормальному спариванию Уотсона-Крика. Прецессионные пары возникают между

необычными основаниями, например, между гипоксантином и аденином, урацилом и цитозином, урацилом и гуанином.

**Преципитат.** От лат. praecipitatus – *сброшенный вниз*. Осадок “склеенных” белковых молекул, иммуноглобулинов и антигенов.

**Преципитация.** От лат. praecipitatio – *сбрасывание, стремительное падение, выпадение осадка, сгустка* < praecipito – *низвергать, сбрасывать*.

1. Процесс образования химического осадка (*преципитата*), возникающего за счёт склеивания частиц. 2. Процесс осаждения комплекса антиген/антитело (Аг-АТ). Иммунологическая реакция, позволяющая определять содержание антител в сыворотке крови. 3. Процесс образования преципитационных тромбов (см. **Лимфостаз**).

**Преципитины.** От лат. praecipitare – *сбрасывать вниз* и греч. protein – *белок*. Преципитирующие антитела – иммуноглобулины сыворотки крови, дающие осадки при взаимодействии с чужеродными антигенами, эритроцитами, микроорганизмами (антитела, осаждающие антигены).

**Преэклампсия.** От лат. praе (pre) – *пре, перед*, греч. eklampsis – *вспышка* и -ia – *условия*. Патология беременности, клинически сопровождающаяся резким повышением артериального давления, повреждением сосудов почек, протеинурией и часто периферическими отёками. Считается, что преэклампсия возникает в результате высвобождения из матки в кровь женщины токсических веществ. Исследования последних лет показывают, что причиной патологии являются деформации поверхности раздела плацента/матка, а именно слабая (или ограниченная) инвазия цитотрофобластами артерий матки, обеспечивающих их ремоделирование в первом триместре беременности. В результате плацента недоразвивается и действительно освобождает токсичные вещества в кровь матери, не обеспечивая при этом нормальный рост плода, что часто приводит к преждевременным родам (см. **Гестационный период, Синцитиальный трофобласт, Хорионические ворсинки, Эклампсия**).

**Признаки альтернативные.** От лат. alternativus – *могущий быть выбранным*. Фенотипические особенности, имеющие дискретную природу и допускающие одну из двух или нескольких возможностей. Например, признаки, по которым Мендель проводил скрещивание растений гороха – зелёные/жёлтые, или гладкие/морщинистые семена. У человека к таким признакам относится пол (мужской и женский), а также наличие или отсутствие резус фактора и т. д.

**Признаки мультифакториальные.** От лат. multum – *много* и factor – *делающий, производящий*. Признаки, выраженность которых зависит от многих генов (полигенная система) и на проявление которых оказывают действие многие факторы среды.

**Признаки непрерывные.** Признаки, наследственная основа которых представляет систему полигенов со слабым эффектом, распространение которых в популяции подчиняется нормальному закону распределения. К ним относятся такие признаки как рост, масса тела, артериальное

давление, уровень интеллекта и т. п., которые можно выразить количественно. Синоним – *количественные признаки*.

**Признаки, сцепленные с полом.** Признаки, детерминированные генами, находящимися в половых хромосомах (обычно в X-хромосоме).

**Прилежащие тела головного мозга.** Анатомические образования, характерные для саранчовых, в которых образуется гормон, поступающий в гемолимфу и активирующий развитие яичников и созревание ооцитов (яиц). В присутствии взрослых самцов у самок возрастает активность *нейросекреторных клеток мозга и кардиальных тел*, которые, в свою очередь, активируют деятельность *прилежащих тел головного мозга* (см. **Полиморфизм фазовый**).

**Приматы.** От лат. *primates* – *первенствующие* < *primus* – *первый*. Отряд высших млекопитающих надотряда плацентарных. К ним относятся 2 подотряда – полуобезьяны (лемуры) и человекообразные обезьяны, включающие более 200 видов, от игрунков до горилл, включая человека. (Интересно отметить, что эволюция цветового зрения приматов была обусловлена плодоносящими цветковыми растениями, появившимися ещё 150 млн. лет назад. Следует также отметить, что резкое сокращение тропических лесов в плейстоцене и выход приматов в травянистую саванну изменили их поведение, в результате чего наши далёкие предки встали на ноги, хотя преадаптация к бипедализму могла произойти ещё у лазающих по деревьям приматов.)

**Примирование.** От лат. *primo* – *впервые, сперва*. Активация так называемых “наивных” Т-клеток при первичном контакте их с антигенами. Этот термин позволяет отличать первичное взаимодействие Т-клеток с антигеном, от контакта уже зрелых клеток-эффекторов с теми же антигенами.

**Примитивный.** От лат. *primitivus* – *первобытный*. 1. Имеющий несложный тип организации. 2. Относящийся к ранним стадиям развития, т. е. более похожий на то, что было у общего предка сравниваемых видов. Примитивность относительна, говорить о ней можно только в сравнительной степени (см. **Примордиальный**).

**Примордии.** От лат. *primordium* – *первоначало, основа (зачаточный орган)*, где *primus* – *передний, первый* и *ordior* – *начинать (ordo – ряд, вереница)*. Зачаточные органы растения. Например, листовые *примордии*.

**Примордиум.** От лат. *primordium* – *зачаточный орган*, где *primus* – *передний, первый* и *ordior* – *начинать*. Закладка. Зачаток будущего органа или анатомической структуры. Скопление инициальных клеток у эмбриона.

**Примордиальный.** От лат. *primordium* – *зачаточный орган*. Относящийся к закладке органа или структуры в эмбриогенезе. Синонимы – *примитивный, первичный, начальный*.

**Примордиальный фолликул.** От лат. *primordium* – *зачаточный орган* и *folliculus* – *мешочек*. Первичный фолликул, в котором обособленные ооциты окружены фолликулярными клетками.

**Принкинг.** От англ. prinking – *чистка перьев*. Постоянная гигиеническая процедура у птиц с целью очистки от грязи и паразитов. Чистка (принкинг) может быть водной, пылевой, песочной, солнечной и включать смазывание перьев слюной и жировыми выделениями специальных желёз, как это происходит у водоплавающих птиц.

**Принцип Бахиса.** Название предложенной академиком В. П. Скулачёвым гипотезы, объясняющей парадоксальность феномена внезапной смерти. Название дано от имени персонажа в комедии Мольера “Любовь-целительница”, которого звали Бахис (где греч. bakhis – *лающий*). Мольер устами Бахиса говорил: *“Лучше умереть по правилам, чем выжить против правил”*. Скулачёв утверждает, что для сохранения в веках генома безопаснее, если отдельные особи будут умирать по правилам, поскольку, выжив после тяжёлого заболевания, повреждающего геном, могут продолжить размножение и, тем самым, испортить породу. Внезапная смерть “спасает” геном от последствий, опасных для вида. “Принцип Бахиса” приводится, как предполагает Владимир Петрович, в действие тем же механизмом, что и старение, но действует намного быстрее и беспощаднее.

**“Принцип заурядности”.** Принцип гласит: *из того, что мы обитаем на планете Земля, вовсе не следует, что она является чем-то необычайным.*

**Прионы.** Термин “prions” образован от англ. словосочетания “proteinaceous infectious particles” – *белковые инфекционные частицы* с добавлением суффикса *on* – *существо\**. 1. Инфекционные агенты белковой природы; их называют также “fatal proteins”. Ведут себя как наследуемые признаки, хотя и не связаны с нуклеиновыми кислотами. К прионам относятся, например, агент PRP<sup>sr</sup> (protease-resistant-protein<sup>sr</sup> – *белок скрепи, устойчивый к протеазам*)\*\* , вызывающий скрепи овец\*\*\* и бычий губчатый энцефалит, а также фактор Psi, ответственный за особое наследственное состояние дрожжевых клеток. 2. Белки, первичная структура которых позволяет им укладываться различным образом, включая и очень устойчивую нефункциональную форму. Другими словами, прионы – это деформированные и ***очень устойчивые к изменению своей конформации*** версии (конформеры) некоторых обычных белков, присутствующих в нервных (и не только!) клетках в норме. В организме млекопитающих нормальные прионные белки участвуют в процессах передачи импульсов в синапсах, в поддержании циркадных ритмов, регулируя циклы активности и покоя на разных уровнях от клеток до организма в целом, а также в ряде других процессов. Патогенные версии прионных белков, обладающие нейротоксичностью, попадая в новые клетки, подобно инфекционным агентам, изменяют конформацию обычных прионных белков и запускают цепную реакцию, в результате которой происходит слипание друг с другом молекул белков с изменённой конформацией и накопление в нервных клетках нерастворимых белковых агрегатов (по типу амилоидных волокон),

приводящих нейроны к гибели и последующему “реактивному астроцитозу” (глиозу). Индуцированная прионами гибель нейронов имеет место не только при экзотических патологиях, относящихся к так называемым медленным инфекциям (см. **Медленные заболевания**), таким как болезнь куру\*\*\*\* и болезнь Крейцфельдта-Якоба, или при трансмиссивном “коровьем бешенстве” (бычьим губчатым энцефалите), но и, возможно, при широко распространённых нейродегенеративных заболеваниях, таких как болезни Паркинсона и Альцгеймера. Возможно, что прионный механизм патогенеза лежит также в основе болезни Лу Герига и травматических энцефалопатий боксёров и футболистов (см. **Болезнь Крейцфельдта-Якоба (БКЯ)**, **Болезнь Лу Герига**, **Спонгиоз**). Следует отметить, что прионоподобное поведение белков – явление довольно распространённое в биологическом мире и необязательно связанное с патологиями. Скорее, прионы – это белки, которые могут вызывать наследуемые фенотипические изменения, действуя на родственный этим белкам генный продукт. Прионы навязывают своему субстрату определённое структурное изменение, что и сказывается фенотипически. Так обнаружено, что некоторые белки грибов обеспечивают клеткам выживание, используя прионоподобную стратегию. А исследователи из Колумбийского университета продвигают необычную идею, согласно которой прионоподобное поведение некоторых белков стабилизирует связи между нейронами (“закрепляет” определённые участки нервных сетей), тем самым, обеспечивая механизмы долговременной памяти. Прионоподобное поведение и прионные домены в структуре обнаруживаются и у некоторых белков, вовлечённых в процессы регуляции экспрессии генов (эти белки меняют свою структуру по образу других подобных им молекул). Например, прионные домены присутствуют в белках *hnRNPA1* и *hnRNPA2B1*, мутации в которых могут вызывать поражения нервной, мышечной и костной систем. Прионообразующие белки были обнаружены и у бактерий (Science, январь 2017 г.). Так белок Rho (см. **Белки семейства Rho**, **Малые ГТФазы семейства Rho (малые G-белки)**) из *Clostridium botulinum* содержит прионоподобный участок, при переносе которого в клетки кишечной палочки в последних образуются агрегаты неправильно свёрнутых белков. Подобную картину наблюдали и в клетках дрожжей при переносе в них прионоподобного участка белка Rho. Эти данные говорят о том, что прионы – древнейшие белки, которые существовали ещё до появления эукариотических клеток (см. **ЛУКА**).

В 2007 г. в Балтиморе (США) был изобретён фильтр, удаляющий из крови прионы, и его эффективность проверена на хомячках. Фильтр носит название P-Capt – “уловитель прионов” (от англ. captor – *взявший в плен*); он особенно эффективен после предварительной сепарации из крови лейкоцитов (см. **Болезнь Крейцфельдта-Якоба**).

\*Термин можно также рассматривать как анаграмму (слово, образованное перестановкой букв). Стенли Бен Прузинер

(Stanley B. Prusiner) – биохимик из Калифорнийского университета в Сан-Франциско в начале 1980-х гг. определил возбудителя “почесухи”, а для обозначения белковых инфекционных агентов, вызывающих “губчатую нейродегенерацию” мозга, в 1984 г. ввёл термин “prions”. (За открытие прионов Стенли Прузинер в 1997 г. получил Нобелевскую премию). В настоящее время термином “прионы” обозначают любые белки, “навязывающие” свою конформацию другим таким же белкам, которые необязательно становятся патогенными агентами.

\*\*Белок может внезапно изменять свою пространственную конформацию, в результате чего становится устойчивым к действию протеасомных протез и одновременно приобретает способность к агрегации и накоплению в клетках, постепенно приводя их к гибели. Считается, что соседние молекулы прионных белков “сшиваются” через дисульфидные мостики, в результате чего и образуются нерастворимые белковые агломераты. В норме PPR отвечают за правильное развитие ЦНС в процессе эмбриогенеза, а позднее – за регенеративную активность стволовых клеток головного мозга, и также, по-видимому, связаны с механизмами памяти.

\*\*\*Заразное смертельное заболевание овец с длительным инкубационным периодом, называемое в России “почесухой” (больные овцы до крови расчёсывают озагоны шкуру). Заболевание известно в Европе с середины XVIII века. В 2012 г. было показано, что патогенные прионы передаются от одного вида животных другому гораздо легче, чем предполагалось ранее, и при этом могут оставаться незамеченными иммунной системой заражённого организма (см. также **Болезнь Крейцфельдта-Якоба**).

\*\*\*\*Прогрессирующее нейродегенеративное заболевание мозга, заканчивающееся смертью. Было распространено среди папуасов Папуа–Новой Гвинеи (народ Форе), которые практиковали ритуальный каннибализм (см. **Болезнь куру (куру-куру)**).

**Проакцелерин.** От греч. pro – *перед*, лат. accelerare – *ускорять* и греч. proteín – *белок*. Фактор свёртывания крови, представляющий собой растворимый β-глобулин, образующийся в печени; присутствует также в тромбоцитах (связывается с мембраной тромбоцитов). Активированный проакцелерин служит компонентом активатора протромбина. Синонимы – *AK-глобулин* и *фактор V* (см. **Глобулин-акцелератор**).

**Проба.** От лат. probare – *испытывать, оценивать*. 1. Испытание, проверка, анализ. 2. Часть материала, взятая для анализа.

**Пробанд.** От лат. probandus < probare – *одобрять, судить*. В генетике человека *пробанд* – лицо, интересующее по тем или иным причинам генетиков, для которого составляют родословную. На родословном древе пробанда обозначают стрелкой (см. **Педигри**). Синоним – *пропозит* (см. **Пропозит**).

**Пробиоз.** От лат. probiosis, где pro – *перед* и bios (biosis) – *жизнь*. Сообщество двух организмов, способствующее жизнедеятельности обоих. Синоним – *симбиоз*.

**Пробиотики.** От греч. pro – *перед, впереди* (а также *против* и *вместо*) и нем. Biot < греч. bios – *жизнь*. Лекарственные препараты в ранге биологических добавок, содержащие симбиотические полезные живые микроорганизмы. К пробиотикам относятся бактерии-симбионты кишечника, например, такие как молочнокислые стрептококки, бифидобактерии, лактобактерии и ряд других бактерий. При применении в надлежащем количестве вызывают улучшение состояния здоровья\*. Впервые о применении пробиотиков заговорил И. И. Мечников, предлагая их как средство в борьбе против самоотравления и старения организма (см. **Пребиотики**).

\*Но если быть точнее, то клинические результаты, как правило, не соответствуют ожиданиям! В журнале Cell (2018, сентябрь) представлены результаты исследований израильских учёных, проведённых на мышах и людях-добровольцах, которые ставят под сомнение полезность применения пробиотиков.

**Прободение.** От греч. pro – *перед* и body – *тело, организм, ствол*. Образование сквозного отверстия (перфорации) в стенке полого органа, происходящее вследствие заболевания (например, прободение стенки желудка при осложнении язвенной болезни\*, или стенки кровеносного сосуда (аорты) при разрыве аневризмы), а также вследствие механической травмы.

\*Образование прободной язвы, приводящей к желудочному кровотечению.

**Пробонитировка.** От греч. pro – *перед* и bonitas – *доброкачественность*. Обследование сельскохозяйственных животных, оценка их племенных и продуктивных качеств. Синоним – *бонитировка*.

**Провизорные органы.** От нем. provisorisch – *предварительный, временный* < лат. provisor – *предвидящий, заранее заботящийся, заготавливающий*. 1. Запасающие органы, клетки которых могут претерпевать процесс полиплоидизации. 2. Органы приспособления, которые появляются и используются только в процессе эмбриогенеза или на личиночной стадии, а затем резорбируются к моменту его завершения. Другими словами, временные, предварительные органы. Развитие этих органов приводит к тому, что не всё яйцо участвует в формировании эмбриона, поскольку некоторая его часть используется для образования этих временных приспособлений (см. **Голобластичность, Меробластичность**). Примеры провизорных органов – жабры личинок насекомых, хвост головастиков, сосуды желточного мешка у зародышей рыб, пресмыкающихся и птиц.

**Провирус.** От греч. pro – *перед* и вирус. Вирус, встроенный в геном клетки-хозяина (генетически объединённый с ней). Другими словами, интегрированная подобно *транспозону* в геном клетки-хозяина

двухцепочечная кДНК ретровируса. На обоих концах содержит специальные последовательности, называемые длинными концевыми повторами (LTR), играющими важную роль в процессе интеграции провируса, и действующими как промоторы.

**Прогамный период.** От греч. pro – *перед* и gamos – *брак*. Период гаметогенеза, завершающий формирование спермиев и яйца (см. **Метагамный период**, **Сингамный период**).

**Прогаптоны (prohaptona).** От греч. pro – *перед*, aptein (hapto) – *схватывать, хватать*. Ядовитые вещества телергоны, служащие некоторым животным для обездвиживания или убийства добычи. Например, с помощью таких ядов осы-наездники обездвиживают гусениц (получая “живые консервы”), в которых откладывают свои яйца (см. **Телергоны**).

**Прогаптор.** От лат. pro – *перед, впереди* и греч. hapto – *схватывать, прикреплять*. Буквально, “хвататель”. Передний фиксаторный аппарат у гельминтов.

**Прогениторы.** От греч. pro – *перед* и genitor, gigno – *отец, прародитель*. В общем смысле, те, кто порождает. Клетки-предшественники (обычно в кроветворной ткани). Синоним – *стволовые унипотентные клетки*.

**Прогенот.** От греч. pro – *перед* и genos – *род*. Термин обозначает гипотетического предка современных типов клеток. Прогенот – последний общий предок трёх основных доменов, или крупнейших эволюционных линий, ныне живущих организмов, таких как *Bacteria*, *Archea* и *Eukaria*\*, разделение которого произошло примерно 2 млрд. лет назад\*\*. Предполагается, что этот предок ещё не мог быть клеткой, в которой уже были хорошо “отлажены” все механизмы регуляции процессов реализации генетической информации (репликации, транскрипции и трансляции). Скорее всего, прогеноту были свойственны постоянные ошибки в копировании ДНК и транскрипции РНК, что обеспечивало большое эволюционное разнообразие в генах и механизмах их экспрессии (см. **Альфа-протеобактерии**).

\*В настоящее время термин *Eukaria* используется вместо термина *Eukariota*, а термины *Archea* и *Bacteria* вместо *Archaeobacteria* и *Eubacteria*.

\*\*Согласно гипотезе Густаво Каэтано-Анольеса (Gustavo Caetano-Anolles) три домена жизни возникли от ЛУКА предположительно 2,9 млрд. лет назад (см. **ЛУКА**).

**Прогерия.** От греч. pro – *перед* и heron (heros, herontas) – *старик*. Преждевременное старение. При прогерии Хатчинсона-Гилфорда\* уже в 1,5 лет начинается ускоренное старение всего организма (облысение, поседение, сморщивание кожи, атеросклероз, замена мышечной ткани на соединительную ткань и т. п.). Продолжительность жизни составляет в среднем 13 лет. Причина – мутация в гене белка *ламина А*, порождающей лишней сплайсинговый сигнал (см. **Сплайсинг**). Иначе протекает преждевременное старение при синдроме Вернера – прогерии взрослых

людей, когда старческие симптомы проявляются в юности (см. **Синдром Вернера, Сиртуины**).

\*Заболевание впервые было описано в 1886 г. американским врачом Джоном Хатчинсоном, а в 1904 г. Х. Гилфордом, который и назвал его *прогерией*.

**Прогестагены.** От греч. pro – *перед*, gesto\* (gero) – *носить, нести* и gepan – *порождать*. Гормоны, обладающие активностью прогестерона (*гормоны беременности*), в том числе синтетическое производное тестостерона.

\**Гестия* – богиня домашнего очага у древних греков (аналог древнеримской Весты).

**Прогестерон.** От греч. pro – *перед*, gesto – *носить, нести*. 4-прегнен-3,20- дион. Антиэстрогенный стероидный гормон, вырабатываемый жёлтым телом (“*corpus luteum*”) яичника (синтезируется клетками лопнувшего фолликула). Относится к группе *гестагенов* (*прогестагенов*) (см. **Прогестагены**). Готовит слизистую оболочку матки к восприятию оплодотворённой яйцеклетки (раннего эмбриона). После внедрения плода в матку и образования плаценты начинает также синтезироваться в последней, обеспечивая нормальное течение беременности (из-за чего и получил своё название). Прогестаген также замедляет продвижение пищи по пищеварительному каналу и усиливает эффективность всасывания её компонентов. Последнее направлено на улучшение питания плода. В клинической практике прогестерон используется для нормализации менструального цикла у женщин репродуктивного возраста. Синонимы – *лютеогормон, лютеостерон, прогестин, гормон жёлтого тела*.

Прогестерон вырабатывается в избытке при *лютеомах* (опухолях яичника, возникающих из клеток фолликула). У женщин опухоль приводит к маскулинизации, проявляющейся аменореей, гипертрихозом и увеличением размеров клитора.

**Прогестин.** От греч. pro – *перед*, gesto – *носить, нести*. 1. Гормон жёлтого тела. 2. Синтетические гормоны, обладающие свойствами прогестерона и применяемые для сохранения беременности. *Прогестины* маскулинизируют женский плод, что часто приводит к рождению девочек, напоминающих мальчиков-сорванцов.

**Проглоттиды.** От лат. pro – *перед, впереди* и glossis (glotta) – *язык*. Сегменты плоского тела (членики стробилы) у ленточных червей (цестод), формирующиеся позади *сколекса* (округлой головки) (см. **Сколекс**). Червь растёт за счёт образования новых проглоттид, формирующихся в зародышевом центре, расположенном позади сколекса. Поэтому старые проглоттиды располагаются дистально от головки. Например, стробила бычьего солитёра (*Taeniarrhynchus saginaius*) может содержать более тысячи проглоттид, а длина широкого лентеца превышать 20 м!

**Прогнатия, прогнатный.** От греч. pro – *впереди* и gnathos – *челюсть*. Антропологический термин, обозначающий один из типов

строения лица, при котором вперёд выступает лицевой отдел черепа (нижняя и верхняя челюсти). При прогнатии нижняя челюсть лишена подбородочного выступа. Подобный тип лица характерен для экваториальных негроидов. Обычно прогнатия только нижней челюсти сопровождается нарушением прикуса. Синоним – *прогнатизм*. Встречается также написание *прогнация*. Более мягкая пища народов, давно перешедших к земледелию и оседлому образу жизни, привела к снижению *прогнатности* и массивности зубо-челюстного аппарата, что в свою очередь, привело к увеличению частоты заболеваний зубов и аномалий в их строении и функционировании. Популяции, продолжающие питаться более грубой пищей (аборигены Австралии, Океании и жители тропической Африки), имеют более совершенный зубо-челюстной аппарат.

**Прогрессия.** От лат. *progressio* – *движение вперёд*. Свойство опухолевого процесса, характеризующееся закономерной сменой одних клонов опухолевых клеток другими, в результате чего возрастает злокачественность опухоли.

**“Прогулка по хромосоме”.** Метод идентификации перекрывающихся фрагментов, включающий последовательное использование клонированных фрагментов в качестве гибридизационных зондов. Иначе, метод позиционного клонирования, при котором получают набор клонов, содержащих перекрывающиеся фрагменты, полностью охватывающие интересующий участок генома.

**Продромальный период.** Время, в течение которого симптомы болезни только начинают проявляться и носят неспецифический характер (к ним относятся такие симптомы как повышение температуры, недомогание и отсутствие аппетита) (см. **Продром**). Собственно болезнь – это период времени, когда проявляются характерные для заболевания особенности и признаки, сопровождающиеся страданиями (см. **Реконвалесценция**).

**Продром.** От греч. *pro* – *перед* и *dromos* – *бег*. Начальная стадия заболевания. В случае инфекционных болезней она следует за инкубационным периодом. Другими словами, *продром* – это предвестник болезни, предтеча; может рассматриваться как диагностический признак (см. **Продромальный период**). Синоним – *прекурсор\** (англ. *precursor*).

\*Всё, что предшествует чему-то другому, или всё, из чего последующее происходит (см. **Прекурсоры**).

**Продуценты.** От лат. *produco* – *производить, создавать*. Организмы производители органических молекул. Большинство – это растения, обладающие хлорофиллом, способные накапливать потенциальную энергию в форме химических соединений (углеводах, жирах и белках).

**Прозак (Prozac).** Психотропный препарат (антидепрессант), использующийся для лечения расстройств метаболизма серотонина. Повышает уровень серотонина в ткани головного мозга путём подавления

процесса обратного всасывания (реабсорбции) нейромедиатора в синапсах. Интересно отметить, что прозак способен **иницировать нейрогенез**. В экспериментах на крысах показано, что прозак также способен смягчать симптомы *амблиопии* (см. **Амблиопия, Амфетамины**). Считается, что США – “страна прозака”, поскольку не менее 20 % населения, включая детей, постоянно принимают препарат\*. Есть данные о том, что при длительном применении прозака появляется склонность к суициду и немотивированной агрессии\*\*. Прозак известен с 1887 г. В настоящее время его обнаруживают даже в питьевой воде и почве (так много неметаболизированного вещества было выделена людьми с мочой).

\*Существует даже переиначенная русская поговорка: “попасть в прозак” (вспомните, “попасть в просак”, где просак – станок (крутило) для витя веревки и канатов (см. В. И. Даль “Толковый словарь живого великорусского языка”)).

\*\*Отсюда возникает вопрос, а стоит ли так лечиться от депрессии?

**Прозенхима.** От греч. *pros* (*pro*) – *по направлению к* (сверху) и *enchuma* – *наполняющее, налитое*. Растительная ткань высших растений, состоящая из толстостенных сильно вытянутых и заострённых на концах клеток, у которых длина во много раз превышает ширину. Классический пример такой ткани – пучки прядильных волокон льна.

**Прозерин.** От лат. *prosero* – *порождать, вызывать*. Препарат, обладающий антихолинэстеразным действием (см. **Физостигмин**).

**Прозопиль.** От греч. предлога *pros* – *в, на, к, для, ради* и лат. *pila* – *ступка, корыто*. Входное отверстие воротничковой камеры у губок.

**Прозоплазия.** От греч. *proso* – *вперёд* и *plasis* – *превращать, создавать*. В общем смысле – прогрессивное преобразование. Синоним – *метаплазия прозопластическая*.

**Проект “Анатомия генома рака” (Cancer Genom Anatomy Project).** Цель проекта – сбор полномасштабных данных по экспрессии и функционированию генов (прежде всего онкогенов и антионкогенов), ассоциированных со всеми известными формами рака.

**Проект “Виром” (Global Virome Project).** Международный глобальный проект, стартующий в 2018 г., и рассчитанный на 10 лет, целью которого является поиск и обнаружение неизвестных вирусов, переносимых животными и птицами, и потенциально способных вызывать зоонозы (см. **Зоонозы**). Теоретические подсчёты показывают, что необнаруженными ещё остаются более 1,6 млн. вирусов в 25 семействах, из которых до 827 тысяч могут оказаться потенциально опасными для человека.

Главная загадка Природы – человек!

**Проект “Геном человека” (The Human Genome Project, HGP).** Международный проект, запущенный в 1990 г., в результате реализации которого наука значительно продвинулась в понимании строения и функционирования генома человека как отдельного биологического вида, хотя следует признать, что расшифровка генома, завершённая

в 2003 г\*., не уменьшила, а, напротив, увеличила число загадок и сделала поиск ещё более увлекательным. В настоящее время под понятием “геном человека” подразумевается комбинированный геном небольшого числа анонимных доноров\*\*. Поэтому первоначальные данные, опубликованные в рамках проекта “Геном человека”, не содержали точные последовательности геномов каждого человека\*\*\*, но послужили основой для идентификации различий между индивидуумами (см. **Снипы**). Гаплоидный геном человека состоит из 3,2 млрд. пар нуклеотидов (3200 Мб (мегабазы) или 3,2 гигапар) и содержит меньше 30 тыс. генов. Отличительной особенностью генома человека является наличие в нём значительного объёма последовательностей, относящихся к эндогенным вирусам и их неактивным, и неспособным к перемещениям производным (см. **Эндогенные вирусы**). *Геном человека – это никогда не прекращающаяся летопись эволюционной истории вида Homo sapiens со всеми её перипетиями, достижениями и взлётами, провалами и поражениями.* В 2016 г. было доказано, что человечество продолжает эволюционировать. У нас относительно быстро изменяются гены, отвечающие за рост и цвет глаз, а вариант гена, отвечающего за склонность к курению, утрачивается за одно поколение (см. также про непальских шерпов в статье **Неандертальцы**).

\*Цель проекта – определение (секвенирование) нуклеотидной последовательности всего ядерного генома человека. Об окончании секвенирования геномной ДНК человека было объявлено 14 апреля 2003 г. Приоритет в расшифровке генома человека принадлежит двум научным коллективам – частной биотехнологической компании “Celera Genomics” (располагалась в городе Роквилл, штата Мериленд, США), которой руководил бывший сёрфингист и ветеран войны во Вьетнаме Дж. Крэйг Вентер (J. Craig Venter), и академическому международному консорциуму под руководством Френсиса Коллинза (Francis S. Collins). Кстати, Коллинз охарактеризовал окончание работ по секвенированию ДНК человека лишь “концом начала”. Затраты проекта оцениваются в ~4 млрд. долларов.

\*\*Исходный генетический материал был получен от нескольких десятков анонимных добровольцев. Материалом служили образцы крови, взятые у женщин, и образцы спермы – у мужчин, причём большая часть ДНК в международном проекте получена от мужчины-донора (кодовое обозначение RP11) из Буффало (город на С.-В. США), библиотека ДНК которого оказалась наилучшего качества.

\*\*\*В рамках первого этапа проекта “Тысяча геномов” уже полностью расшифрованы более тысячи индивидуальных геномов человека, включая первые геномы Крейга Вентера (данные были опубликованы 4 сентября 2007 г.) и Джеймса Уотсона. Затем последовала расшифровка геномов двух корейцев и одного китайца – представителя самой многочисленной народности Хань, нескольких геномов западных африканцев – представителей народа йоруба\*\*\*\* из двух семей в Ибадане (Нигерия), несколько геномов потомков европейцев из штата Юта.

Расшифрованы также геномы больного лейкемией и швейцарского миллионера румынского происхождения Дана Стоическу (Dan Stoicescu). Наконец, стэнфордский профессор Стивен Квейк (Stephen R. Quake) сам расшифровал свой геном и объявил об этом в августе 2009 г. В 2010 г. был расшифрован геном человека, страдающего болезнью Шарко-Мари-Тута. В Лаборатории геномики национального исследовательского центра “Курчатовский институт” расшифровали геном **“русского человека”**. С 1990 г. по 2010 гг. стоимость расшифровки индивидуального генома человека уменьшилась в 50 тысяч раз и составила менее 6 тыс. долларов.

Пионер секвенирования генома человека Крейг Вентер (J. Craig Venter, США) объявил о создании летом 2014 г. компании “Human Longevity Inc.” (буквально, “долгожительство человека”) в Сан-Диего, Калифорния, которая на основе скоростных методов секвенирования десятков тысяч геномов и современных клеточных технологий будет заниматься разработкой новых методов диагностики и терапии. Вентер обещает довести стоимость расшифровки индивидуального генома до 1 тысячи долларов (секвенирование его собственного генома в 2007 г. обошлось в 100 млн. долларов!). Следует отметить, что в настоящее время секвенирование индивидуальных геномов пока ничего существенного не дало для клинической медицины (не считая отдельных успехов в онкологии, использующей генетические профили опухолей для прогностических целей).

\*\*\*\*Народы Западной Африки, в том числе йоруба, наиболее сильно пострадали от работорговли.

**Дополнение на конец 2013 года.** С 2000 по 2013 годы уже получены полные генетические последовательности 25 тысяч человек во всём мире, однако в открытом доступе находится лишь небольшая часть информации. Недавно был запущен проект “Персональный геном – Великобритания” (“Personal Genome Project UK”), представляющий собой продолжение североамериканского проекта 2005 года, инициированного Джорджем Черчем (George Church, Harvard Medical School). Данные, полученные в этом проекте, обещают сделать общедоступными, хотя этот шаг требует преодоления многих очень серьёзных этических проблем. Целью нового проекта является получение информации о геномах 100 тысяч британцев, добровольно согласившихся выложить генетическую информацию о себе он-лайн.

**Проект “ENCODE” (2012 г.).** Ароним названия международного проекта “Encyclopedia of DNA Elements” – “Энциклопедия ДНК элементов”. Проект направлен на поиск в геноме человека биологически значимых последовательностей в так называемой “мусорной”, или “бессмысленной” ДНК. В рамках проекта обнаружено присутствие в геноме человека множества неизвестных ранее учёным сигнальных генетических элементов и систем, регуляторных последовательностей и молекулярных переключателей. На основании полученных результатов участниками проекта предлагается исключить все эпитеты, вроде

“мусорной”, или “хламовой” ДНК (“junk” DNA), ранее присвоенные некодирующей части генома человека\* (см. “Эгоистичная” ДНК, “Тёмный геном”).

\*Название, по-видимому, следует сохранить за ДНК, представленной дефектными ретровирусными геномами, интегрированными с незапамятных времён в геном человека, на долю которых приходится не менее 8 % нашего генома (см. **Ретропозоны**).

**Проект “Картирование гаплотипов” (НарМар)\*.** В задачу проекта входил анализ и картирование по всему геному человека блоков однонуклеотидных замен (блоков *однонуклеотидного полиморфизма*, ОНП или SNPs – снипов), передающихся как гаплотипы, т. е. тесно сцепленных и передающихся как единая группа (см. **Гаплотип**). Снипы – это места в геноме, по которым один индивидуум отличается от другого, или одна популяция людей от другой. Считается, что полиморфизмы генов, основанные на снипах, могут определять предрасположенность индивидуумов к тем или иным заболеваниям. Уже найдены варианты определённых генов, от которых зависит предрасположенность человека к глаукоме, диабету I- или II-типа, болезни Крона, ревматоидному артриту, раку прямой кишки и молочной железы, рассеянному склерозу и некоторым другим распространённым заболеваниям (см. **Снипы**).

\*Международный проект “НарМар” стартовал в октябре 2001 г. К 2012 г. в геноме человека было зафиксировано и каталогизировано почти 40 млн. установленных снипов (см. **Проект “1000 геномов”** и **Проект “100 тысяч геномов” (100K Genomes)**).

**Проект “1000 геномов”.** Проект, осуществляемый международным консорциумом исследователей, призван на основе секвенирования тысяч индивидуальных геномов, описать и каталогизировать всё многообразие вариаций, существующих в геномах современных людей. В задачу проекта входит изучение как распространённых, так и редких генетических профилей (частота которых не превышает 1 %), характерных для этнических групп людей, живущих в Африке, Европе, Северной и Южной Америке, Восточной Азии и относящихся к 14 популяциям. Кроме того, в задачу проекта входит ответ на вопрос, действительно ли ускоряется эволюция человека? В 2012 г. уже завершено секвенирование почти 1100 индивидуальных геномов и получена информация о локализации и распространении 38 миллионов *снипов* (SNPs), 1,4 миллиона *инделов* (инсерций/делеций) и свыше 14 тыс. крупных делеций. Установлено, что 98 % редких генных вариантов присутствуют у 1 % индивидуумов в популяциях. Считается, что выявление вариативных отклонений от “эталонного генома человека” позволит понять генетическую основу многих заболеваний. К тому же знания вариативности геномов закладывают основу так называемой персонифицированной (персональной) медицины.

**Проект “100 тысяч геномов” (100K Genomes).** Проект, направленный на расшифровку тысяч геномов *пищевых патогенов* –

болезнетворных микроорганизмов – бактерий и вирусов, обитающих в пищевых продуктах, и передающихся по пищевым цепям и через питьевую воду. Целью проекта является не только получение полноценных геномов патогенов и выделение генетических маркёров, связанных с определёнными патогенными признаками, но и попытка выяснить механизмы генетической пластичности, определяющей приспособляемость и живучесть пищевых патогенов в самых разнообразных условиях.

**Проект СС (Collaborative Cross).** Североамериканский научный проект, направленный на создание генетического разнообразия лабораторных мышей\*, путём скрещивания особей разных линий-основателей, для имитации разнообразия человеческих популяций. Цель проекта – моделирование различных физиологических и патологических состояний человека, имеющих сложную генетическую природу (для изучения патогенеза многофакторных заболеваний, обусловленных взаимодействием нескольких или многих генов). Ожидается получение от 300 до 500 линий.

\*У лабораторных мышей, в отличие от высокой вариабельности человеческих популяций, число аллелей одного гена обычно сильно ограничено.

**Проказа.** Устаревшее название хронического инфекционного гранулёматозного заболевания, вызываемого микобактерией (*Mycobacterium leprae*), называемой также палочкой Хансена. Заражаются *проказой* при непосредственном кожном контакте, как правило, ещё в детстве, но проявляется она только минимум через 15 лет. Людей, заболевших проказой, издавна помещали в своеобразные резервации (вместилища) – *лепрозории*. Установлено, что 80–85 % людей не восприимчивы к проказе, а у остальных 15–20 % людей существует генетическая предрасположенность к заболеванию. Для лечения проказы используются препараты сульфонового ряда. В XIII в. человечество пережило эпидемию проказы. В настоящее время справиться с проказой пока не удалось и существует угроза её более масштабного возвращения (см. **Лепра**). Синонимы – *лепра, болезнь Хансена (Гансена), гансеноз* и “*ленивая смерть*”.

**Прокапсид.** От лат. pro-capsid (prokapsid). Белковая оболочка вируса, лишённая генома. Синоним – *капсид*.

**Прокариоты (Prokaryota).** От греч. pro – *перед* и karyon – *ядро*. Буквально, *организмы, возникшие прежде эукариот*. Повсеместно распространённые и самые древние\*, минимально сложные, преимущественно одноклеточные организмы\*\* (бактерии и археи, составляющие одно царство *Monera*), не имеющие типичного клеточного ядра, откуда и произошло их название\*\*\*. В отличие от эукариотических клеток, для прокариотических клеток характерен единый клеточный компартмент. Это означает, что клетки не разделены на отдельные изолированные зоны (отсеки), хотя внутренние области могут отличаться друг от друга, например, выделяется зона *нуклеоида* (см. **Нуклеоид**).

Кроме того, плазматическая мембрана прокариот не содержит стеролов (кроме *микоплазм*) и окружена защитной пептидогликановой клеточной стенкой. Отличительным свойством прокариот является почти немедленная адаптация к изменениям окружающей среды и быстрая скорость размножения (“роста”). Причём адаптивные метаболические изменения носят временный характер, пока сохраняются соответствующие условия. Адаптация обеспечивается специальными мембраносвязанными и внутриклеточными сенсорами, реагирующими на различные стимулы. Размеры прокариот варьируют от 0,2 до 20 мкм\*\*\*\*, а клетки могут иметь форму шариков (кокки), палочек (прямых, изогнутых, спиральных), пластинок и нитей, быть неправильной формы, могут также иметь выросты (почки, простеки) или даже иметь квадратную форму. Первоначально группу безъядерных организмов называли *акариобионта* (*Akaryobionta*), противопоставляя их организмам, имеющим дифференцированные клеточные ядра (*Karyobionta*). Прокариоты характеризуются огромным генетическим разнообразием, обеспечивающим им широчайший спектр физиологических и биохимических активностей, позволяющих обитать даже в самых экстремальных условиях среды, от вулканических fumarol\*\*\*\*\* и гейзеров до глубоководных “чёрных курильщиков” (см. **Хемотробы**). Прокариотам принадлежит ключевая роль в поддержании жизни на Земле и обеспечении круговорота биогенных элементов. Систематика прокариот до настоящего времени ещё не разработана и большинство прокариотических микроорганизмов, обитающих в природе, не описано и не выделено в виде культур. Сейчас уже ясно, что существование многоклеточных эукариотов невозможно без симбиотических прокариотов.

\*Считается, что прокариоты возникли около 3,5 млрд. лет назад, но, скорее всего, ещё раньше (см. также **ЛУКА**).

\*\*Прокариоты встречаются не только как одноклеточные организмы, но и в виде различных по сложности ассоциаций (см. **Гомологичные ассоциации**).

\*\*\*Прокариоты изначально определяли на основе критерия отсутствия свойств, имеющих у эукариот.

\*\*\*\*Есть и исключения. Так бактерия *Epulopisceum fishelsoni*, обитающая, как кишечный симбионт, в пищеварительном тракте у рыбы-хирурга *Acanthurus nigrifuscus* из Красного моря, по своим размерам в миллион раз крупнее.

\*\*\*\*\*От итал. fumarolla < fumo – дым. Места газообразных (дымовых) выделений на дне и склонах кратеров вулканов и лавовых потоков. Особый тип fumarol – *сольфатары*, выделяющие особо токсичные сернистые газы (от названия вулкана Сольфатар, расположенного недалеко от Неаполя, где итал. solfo – сера).

**Проколлаген.** От греч. pro – перед и collagen. “Незрелая” форма молекулы коллагена, на N- и C-концах которой присутствуют аминокислотные последовательности, предотвращающие полимеризацию.

**Проконвертин.** От лат. pro – *перед, до* и conversio – *изменение*. Фактор свёртывания крови VII,  $\alpha_1$ -глобулин, профермент, вместе с фактором III и  $\text{Ca}^{2+}$  активирует фактор X\*. Образуется в печени (витамин-К зависимый синтез). При взаимодействии с глобулином-акцелератором (фактом V) образует тканевый тромбопластин, который в присутствии  $\text{Ca}^{2+}$  превращает протромбин в тромбин. Синоним – *фактор Стюарта-Прауэра*.

\*Компонент активатора протромбина – тромбопластина. По своей природе  $\alpha_1$ -глобулин обладает протеазной активностью.

**Проксимальный.** От лат. proximum – *весьма близкий, ближайший*. Расположенный ближе к срединной линии (медиане) тела, или по отношению к какому-либо органу (см. **Дистальный**).

**Проктодеум.** От греч. proktos – *задний проход* и лат. deum – *божество*. 1. Зачаток задней кишки. 2. Задняя кишка (англ. hind intestine, intestinal – *кишечный*).

**Пролактин (ПРЛ, PRL).** От греч. pro – *перед* и лат. lactatio < lac – *молоко*. Тропный пептидный гормон передней доли аденогипофиза, стимулирующий рост молочных желёз (пролиферацию клеток)\* во время беременности и продукцию молока после родов у женщин\*\*. Пролактин образно называют “гормоном материнской любви”, запускающим и поддерживающим, наряду с окситоцином и дофамином, материнское (родительское) поведение. Синтезируется в виде прогормона клетками-лактотрофами аденогипофиза (эстрогены стимулируют пролиферацию этих клеток) (см. **Гипофиз**). Секрецию пролактина ингибирует дофамин (см. **Катехоламины, Дофамин**). Содержание ПРЛ в крови у женщин в норме (8–10 нг/мл), у кормящих женщин – (200–400 нг/мл), у мужчин – (5–8 нг/мл). Уровень ПРЛ возрастает при гипогликемии. В слезах, вызванных эмоциональным стрессом, также обнаруживается пролактин. У животных и птиц пролактин является внутренним фактором, определяющим поведение (запускающим определённую программу поведения). Так, например, у голубей он пробуждает инстинкт заботы о потомстве и продукцию зобом “молочка”, а у кур-несушек вызывает “кудаханье”. У грызунов поддерживает существование “жёлтых тел” – отсюда происходит его название “лютеотропный гормон”. Гомологичные пролактину молекулы у рептилий обеспечивают линьку, а у морских рыб их адаптацию к пресной воде. Синонимы – *лактогенный гормон, лактотропин*.

\*Особенно в присутствии инсулина.

\*\*У мужчин пролактин стимулирует сперматогенез.

**Пролактинома.** От слова *пролактин* и греч. oma – *вздутие, опухоль*. Опухоль передней доли гипофиза, секретирующая пролактин (70 % гипофизарных опухолей продуцируют гормон *пролактин*). Характеризуется высоким уровнем пролактина в сыворотке и сопровождается аменореей и бесплодием.

**Пролактилиберин.** От греч. *pro* – *перед*, лат. *lactatio* – *молоко*, *liber* – *свободный* и греч. *protein* – *белок*. Нейрогормон гипоталамуса (рилизинг-фактор), стимулирующий выработку пролактина передней долей гипофиза. Синоним – *пролактин-высвобождающий гормон*.

**Проламины\***. От лат. *prolatio* – *откладывание* и *амины*. Простые белки растительного происхождения, запасаемые исключительно в семенах самых разнообразных злаков. Хорошо изученные следующие проламины: *глиадин* из семян пшеницы и ржи, *гордеин* из семян ячменя, *зеин* из семян кукурузы (от лат. *zea* – *кукуруза*, *маис*), *авенин* из семян овса и *каферин* из семян сорго (см. **Целиакия**).

\*Согласно одной из версий, название “проламины” возникло потому, что при гидролизе такие белки дают значительные количества аминокислоты *пролина* и аммиачного азота. Однако, при гидролизе проламинов образуется также много и глютаминовой кислоты.

**Пролаины.** От названия гормона *пролактина* (см. **Пролактин**). Гормоны гипофиза. Метод ранней диагностики беременности основан на определении концентрации пролаинов в моче.

**Пролегомены.** Калька греч. *prolegomena* – *предисловие*. Предварительные рассуждения, введение в изучение предмета (предисловие, введение).

**Пролиферативные заболевания.** От лат. *proliferatio* – *размножение*, *увеличение количества*. Заболевания, обусловленные нарушениями процессов деления клеток, в основе которых лежат отклонения в механизмах регуляции клеточного (митотического) цикла, а также жизненного цикла клетки (нарушения процесса перехода клеток в состояние пролиферативного покоя). Это часто доброкачественные заболевания, однако, создающие высокий риск для процесса малигнизации клеток. Такие заболевания обычно называют *предраками*. Синоним – *гиперпластические заболевания* (гиперплазии), например, гиперплазия эндометрия, а также цервикальная дисплазия, ассоциированная с вирусом папилломы человека (ВПЧ) (см. **Папилломавирусы**).

**Пролиферативный покой.** От лат. *proliferatio* – *размножение*, *увеличение количества*. “Особое физиологическое состояние клетки, в котором она может оставаться в течение неопределённого времени, не пролиферируя, но полностью сохраняя жизнеспособность и возможность вступления в цикл под влиянием адекватного стимула”\*. Клетки могут переходить в состояние покоя как после окончания митоза ( $R_1$ ,  $G_0$  – клетки), так и по завершении синтеза ДНК ( $R_2$ –клетки). Существует много типов состояния покоя с различными физиологическими функциями. Способность клеток периодически прекращать пролиферативную активность сформировалась в процессе эволюции как защитный механизм и лежит в основе физиологических состояний, связанных с наступлением пауз в развитии организмов при возникновении неблагоприятных условий. Примерами могут служить: 1. Образование бактериальных спор у бацилл сибирской язвы (в почве

сохраняют жизнеспособность до 300 лет). 2. Инцистирование одноклеточных животных. 3. Покой у семян высших растений. 4. Паузы при метаморфозе у насекомых (майские жуки). 5. Инкапсулирование в поперечнополосатых мышцах личинок трихинелл, сохраняющих жизнеспособность иногда до нескольких десятков лет\*\*. 6. Зимняя спячка у некоторых млекопитающих.

В то же время у многоклеточных организмов этот переход играет сложную регуляторную роль, обеспечивающую выполнение покоящимися клетками специфических функций при дифференцировке, а также сохранение стволовыми клетками, с одной стороны, неограниченной способности к самоподдержанию, а с другой – возможность образовывать функционально специализированные клетки (гемопоэтические ткани, волосяные фолликулы, эпидермис и т. п.). Только смена периодов пролиферативного покоя и активной пролиферации может обеспечивать координированный рост, регуляцию численности и поддержание размеров клеточных популяций в функционирующих тканях и органах.

\*Это определение было дано в 1969 г. Ольгой Игоревной Епифановой (урождённой Грабарь) и её учеником д.б.н. Василием Васильевичем Терских.

\*\*Вызывают тяжелейшее заболевание *трихинеллёз*.

**Пролиферативный пул.** От лат. *proliferatio* – *размножение, увеличение количества* и англ. *pool* – *общий фонд, совокупность, объединённый резерв*. Термин, возникший в недрах научной дисциплины, получившей название “*кинетика клеточных популяций*”, или сокращённо, “*клеточная кинетика*” и обозначающий отношение всех пролиферирующих клеток к общему числу клеток в популяции\* (общий объём всех размножающихся клеток). Пролиферативный пул также называют “*фракцией роста*”\*\*.

\*Термин был предложен Кизелески и соавторами в 1961 г. (W. E. Kisielsky et al., 1961).

\*\*Понятие введено в 1960 г. Мендельсоном (M. L. Mendelsohn, 1960).

**Пролиферация.** От лат. *proliferatio* – *размножение, увеличение количества* < *proles*\* – *отпрыск, потомок*. Процесс митотического деления клеток (увеличение их численности); рост за счёт размножения клеток (см. **Пролификация**).

\*Отсюда происходит и слово *пролетариат* – люди, у которых из имущества имеются только их дети.

**Пролификация.** От англ. *proliferacy* – *плодовитость, плодородность* < лат. *proles* – *отпрыск, потомок* и *facio* (*facere*) – *совершать, делать*. 1. Процесс увеличения численности, например, клеток (термин используется редко, в основном, в ботанике). Синоним – *пролиферация* (см. **Пролиферация**). 2. В ботанике – процесс образования растительного органа из другого морфологически оформленного органа,

закончившего своё развитие. Например, развитие нового цветка или соцветия из уже образовавшегося цветка.

**Пролонгация.** От лат. *prolongare* – *удлинять*. Увеличение сроков (например, действия лекарственного средства). Пролонгированные формы инсулина.

**Промастигота.** От лат. *pro* – *перед, впереди* и греч. *mastigos* (*mastix*) – *кнут, хлыст*. Внеклеточная, жгутиковая стадия в развитии некоторых простейших (трипаносомоподобных, из *Kinetoplasta*). Например, стадия *промастиготы* характерна для *лейшманий*, находящихся в организме промежуточного хозяина-насекомого.

**Промежуточные филаменты (ПФ).** Внутриклеточная система относительно стабильных волокнистых филаментов диаметром 8-10 нм. Встречаются во всех типах животных клеток, особенно подверженных механическим воздействиям (клетки эпидермиса, мышечные клетки) и отсутствуют в клетках растений. Образуются из фибриллярных белково-мономеров. Локализуются главным образом в околядерной зоне и в пучках фибрилл, отходящих к периферии клеток. В состав ПФ входит большая группа изобелков таких, как *кератины* I- и II-типа, *десмины*, *виментины*, *ламины*, *нейрофиламенты* и *глиальные филаменты* (см. **Плектин, Кератины**).

**Прометафаза\*.** От греч. *pro* – *перед, до*, *meta* – *после, за* и *phasis* – *появление*. Стадия митоза и мейоза, на которой продолжают протекать реакции, характерные для поздней профазы – центриоли окончательно расходятся к полюсам клетки, разрушается ядерная оболочка, заканчивается формирование веретена деления и начинается перемещение хромосом, приводящее к формированию метафазной пластинки. Другими словами, *прометафаза* – это стадия митоза, на которой хромосомы выстраиваются с образованием метафазной пластинки.

\*Впервые описана английским цитологом Лоуренсом (W. K. Lawrence, 1931).

**Промотор.** От англ. *promotor* – *тот, кто способствует* < лат. *promoveo* (*promotum*) – *двигать вперёд, продвигать, расширять*. 1. По общему определению, *промотор* – сайт перед операторным локусом или структурным геном, специфическая функция которого заключается в “выдаче разрешения” на экспрессию\* гена (иногда и нескольких генов), т. е. “включение” гена. Другими словами, *промотор* – переключатель, активирующий прилегающие гены и изменяющий уровень их экспрессии. Представляет собой небольшой участок ДНК (обозначается как Р-район), к которому прикрепляются факторы транскрипции, способные узнавать определённые ДНК-последовательности, и РНК-полимераза. Промотор содержит сайт связывания РНК-полимеразного комплекса, а также сайт инициации синтеза мРНК, с которого начинается транскрипция ДНК. Промоторы не только содержат характерный мотив ДНК, но и “указывают” в нужном направлении движение РНК-полимеразного комплекса\*\*. Мутации в промоторе понижают его сродство к РНК-

полимеразе, также как и связывание репрессорных белков с участком оператора блокирует движение РНК-полимеразы в направлении транскрибируемых генов. Промоторы обладают различной “силой”, под которой понимается интенсивность запускаемой транскрипции. Кроме того, промоторы не различают “свои” или “чужие” гены, поэтому при некоторых формах рака промотор может запускать экспрессию не того гена (см. **Лимфома Бёркитта**).

2. В биохимии промоторы – *активаторы катализаторов*.

\*Экспрессия – выражение активности гена (от англ. express < лат. expressus – *усиленный*). “Включение” или “выключение” генов в работу зависит не только от того насколько свободен промотор и какие транскрипционные факторы свяжутся с ним, но сам процесс активации промотора, прежде всего, зависит от пространственной организации участков ДНК в ядре, несущих резидентные гены (см. также **Энхансеры**, “**Гистоновый код**”).

\*\*За эту функцию обычно ответственны две последовательности, часто совпадающие во многих промоторных участках и лежащие на расстоянии 10 и 35 нуклеотидов впереди от места старта транскрипции (положения, обозначаемые как “–35” и “–10”). Изменения в этих и других последовательностях промотора влияют на интенсивность транскрипции гена, принадлежащего промотору.

**Промоция (промотирование)**. От лат. promotio – *продвижение*. В общем смысле, *активация, усиление*. В частном – усиление опухолевого роста после стадии инициации. Вторая стадия канцерогенеза, протекающая под действием промотирующих агентов (*промоторов опухолевого роста*, которые сами по себе могут быть неканцерогенными). Мощными промоторами являются *форболовые эфиры* кротонового масла (особенно *12-О-тетрадеканолфорбол-13-ацетат*, или ТФА, (ТРА)). Показано, что рецептором ТФА служит протеинкиназа С (её внеклеточный домен)\*, фосфорилирующая в присутствии  $Ca^{2+}$  MAP-киназы и ряд других внутриклеточных белков по остаткам *серина* и *треонина*. Роль промоторов могут играть и другие соединения, например, сахарин, фенобарбитал. Синоним – *активирование, стимуляция роста*.

\*ТФА содержит в качестве одного из радикалов структуру, подобную *диацилглицеролу*, связывание которого с протеинкиназой С и приводит к её активации.

**Проназа**. От лат. pronus – *наклонённый вперёд (спуск, тяготение вниз)* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Сильный протеолитический фермент.

**Пронация**. От лат. pronus – *наклонённый вперёд*. Термин описывает характер вращательного движения, например, верхних конечностей, при котором ладонь обращается вниз (кзади), а большой палец направлен внутрь к медиальной (срединной) плоскости тела.

**Пронуклеусы**. От греч. pro – *перед* и лат. nucleus – *ядро клетки*.  
1. Ядра двух слившихся в результате оплодотворения гамет\* (яйцеклетки

и сперматозоида), ещё не объединённые в *синкарион*. 2. Гаплоидные ядра, возникающие в результате последовательно протекающих процессов мейоза и митоза у инфузорий при конъюгации. Затем половые партнёры взаимно обмениваются пронуклеусами (см. **Конъюгация**, **Проядра**, **Синкарион**).

\*Явление оплодотворения яйца у животных было описано в 1879 г. швейцарским эмбриологом и зоологом Германом Фолем (H. Fol, 1845–1890), а у растений в 1882 г. немецким ботаником Эдуардом Страсбургером (E. Strasburger, 1844–1912). Термин *пронуклеус* предложил в 1875 г. немецкий эмбриолог и цитолог Оскар Гертвиг (O. Hertwig, 1849–1922) (по другим данным – голландский ботаник E. Van Beneden, 1875).

**Пропердин.** От греч. pro – *перед, впереди* и peridium – *длящийся, стоящий, работающий целый день*. Комплекс факторов иммунитета – нормальные  $\gamma_2$ -глобулины, присутствующие в сыворотке крови. Различают: 1. Пропердиновый фактор А – сывороточный белок (гидразин-чувствительный  $\beta_1$ -глобулин) – положительный регуляторный компонент, необходимый для активации *комплемента* по *альтернативному* пути; обеспечивает стабилизацию конвертазы C3/C5 на поверхности бактериальной клетки и участвует в опсонизации бактерий (усиливает поглощение бактерий фагоцитами). Синонимы – *фактор Р, третий компонент комплемента* или C3 (см. **Комплемент**). 2. Пропердиновый фактор В.

**Пропозит.** От лат. propositus – *подверженный, доступный, открытый*. 1. Предпосылка; аргумент. 2. Синоним слова *пробанд* (см. **Пробанд**).

**Проприорецепторы (проприоцепторы).** От лат. proprius – *собственный, неотъемлемый, лично принадлежащий* и англ. perception – *восприятие* < лат. capio (septus) – *брать*. Рецепторы, расположенные в мышцах, сухожилиях и капсулах суставов, и воспринимающие их активность (см. **Интероцепторы**). Обеспечивают организму возможность воспринимать местоположение в пространстве и формируют так называемое “чувство самого себя”.

**Проприоцептивный.** От лат. proprius – *собственный* и septus – *брать*. Способный регистрировать сигналы, возникающие в мышцах, сухожилиях и суставах. Обеспечивается проприоцептивными чувствительными нервными окончаниями (проприоцепторами), находящимися в мышцах, сухожилиях и капсулах суставов.

**Простагландины (PGE<sub>2</sub>, PGF<sub>2 $\alpha$</sub> , PGD<sub>2</sub>).** От греч. prostates – *стоящая впереди* (предстательная железа, простата\*) и лат. glandula – *железа* < glans – *жёлудь*. Биологически активные гормоноподобные вещества (*простаноиды*), относящиеся с химической точки зрения к *эйкозаноидам* (производным арахидоновой кислоты; образуются в ходе циклооксигеназной реакции последней\*\*). Обладают вазодилляторными

свойствами, инициируют боль и воспаление (см. **Эйкозаноиды, Лейкотриены**).

\*Название получили из-за того, что впервые были обнаружены в предстательной железе, хотя присутствуют во всех органах.

\*\*Физиологическим стимулом образования простагландинов служат адреналин, ангиотензин II и брадикинин. Патологические стимулы – любой процесс, приводящий к обмену фосфолипидов, повреждающий мембраны и вызывающий ишемию (см. **Меллитин**).

**Простата.** От греч. *prostatae* – *стоящая впереди*. Предстательная железа – непарно-мышечный орган, располагающийся под мочевым пузырём и формирующий верхний отдел мужского мочеиспускательного канала (уретры). Выделяет секрет, входящий в состав спермы и активирующий сперматозоиды. По характеру влияния железы на половые функции мужчины (активность и либидо) её образно называют “вторым сердцем мужчины”. Клетками предстательной железы вырабатывается специфический антиген (PSA – *prostate-specific antigen*), уровень содержания которого в крови зависит от многих причин и может повышаться вследствие увеличения размеров органа с возрастом (аденома), в результате инфекции и увеличения сексуальной активности и, главное, вследствие пролиферации раковых клеток. Поэтому тест на PSA считается одним из информативных показателей оценки состояния железы.

**Простатит.** От греч. *prostatae* – *стоящая впереди* и суффикса “ит” (“-itis”), указывающего на воспаление. Воспаление предстательной железы (простаты) различной этиологии.

**Простациклины (PGI<sub>2</sub>).** Биологически активные вещества, с химической точки зрения относящиеся к *эйкозаноидам*. Как и простагландины, образуются из арахидоновой (эйкозотетраеновой) кислоты через стадию образования циклических эндопероксидов под действием циклооксигеназы (откуда и получили своё название). Преимущественно локализируются в клетках эндотелия. Обладают вазодилаторным действием и тормозят агрегацию тромбоцитов (см. **Простагландины**).

**Простека.** От греч. *prosteka* (προσθηκη) – *придаток*. Выrost бактериальной клетки, длиной 0,5–3,0 мкм, покрытый плазматической мембраной и клеточной стенкой, содержащий цитоплазму, лишённую рибосом и ДНК. На вершине простеки выделяется небольшое количество адгезивного материала, служащего для прикрепления клетки к различным поверхностям. Простеку несут так называемые *простековые*, или *стебельковые* бактерии\*, обладающие также полярным жгутиком, например, *Caulobacter crescentus*. Синоним – *стебелёк*.

\*Клетки с полярной дифференциацией, зависящей от клеточного цикла (клетки, обладающие механизмом выбора полюса для образования стебелька в процессе деления).

**Простековые бактерии.** От греч. *prosteka* – *придаток*. Бактерии, несущие выросты (см. **Простека**).

**Протостела.** От греч. *protos* – *первый* и *stela* – *столб*. Примитивный тип строения цилиндра растений (см. **Гапlostель**).

**Протетические группы.** От лат. *prostiti* – *быть выставленным, выступать, торчать*. Небелковые группы ферментов, прочно соединённые с белком-ферментом, в отличие от *кофакторов*, которые ассоциируются со своими *коферментами* (белками-ферментами) только во время реакции. К протетическим группам относится, например, гем в гемоглобине.

**Простернум.** От лат. *pro* – *перед, впереди* и *sternum* – *грудина*. В энтомологии, переднегрудка.

**Простомииум (простомий).** От лат. *pro* – *перед, впереди* и *stoma* – *рот*. Передний конец тела, предротовая лопасть, своеобразная “голова”, несущая глаза, усики и пару боковых щупиков (пальп) у аннелид (кольчецов). Соответствует *акрону* членистоногих (см. также **Тельсон**).

**Протаксония.** От греч. *protos* – *первый*, *asix* – *ось* и *-ia* – *условия*. Первичноосность. Формирование оси личинки в соответствии с осью полярности яйца, протаксонный эмбриогенез (см. **Плагиаксония**).

**Проталлиум.** От греч. *pro* – *перед* и *thallos* – *зелёный побег, ветвь, отросток*. Развивающееся из спор гаплоидное половое поколение (гаметофит), на котором формируются половые органы (антеридии и архегонии) у папоротников, хвощей, плаунов, селлагинелл. Синонимы – *проталлий, заросток*.

**Протамины (protamines, P).** От греч. *protos* – *первый* (протеины) и *амины*. Разнородное семейство небольших простых белков основного характера с М.м. 4–12 kDa (например, у лосося 32, а человека 50–57 аминокислотных остатков), отличающихся высоким содержанием аргинина (у человека до 48 %) и большим ограничением аминокислотного состава по сравнению с гистонами. Протамины содержат и другие основные аминокислоты – лизин и гистидин, а также остатки цистеина, способные образовывать дисульфидные “мосты”, связывающие вместе разные молекулы. Протамины являются основными белковыми компонентами хроматина спермы у многих беспозвоночных и позвоночных животных (замещают гистоны постоянно или временно) (см. **Переходные белки**). В ходе сперматогенеза протамины образуют комплексы с ДНК и обеспечивают очень плотную упаковку гаплоидного набора хромосом в объёме ядра сперматозоида, составляющего всего 5 % от объёма ядра соматической клетки. Типичные представители протаминов – *клупеин\**, содержащийся в молоках сельди, и *сальмин\*\** из спермы лосося. Нативные протамины существуют в виде растворимых солей.

В клинической практике *протамины* используются как антидоты природного антикоагулянта *гепарина* (см. **Гепарин**). В течение длительного времени протамины использовались также как стабилизаторы

инсулина в препаратах пролонгированных форм протамин-инсулинов. В настоящее время эти препараты больше не выпускаются из-за их высокой способности вызывать инсулинорезистентность (протамины также снижают сердечный выброс, вызывают вазоконстрикцию сосудов лёгких, тромбоцитопению и могут приводить к анафилаксии).

\*От лат. *clupea* – систематическое название рода рыб семейства сельдевых (*сельди*), например, сельдь восточная (*Clupea pallasii*) и рыба бешенка (*Clupea alosa*).

\*\*От лат. *salmo* (*salmon*) – *лосось*.

**Протандрия.** От греч. *protos* – *первый*, *andros* – *мужчина* и *-ia* – *условия*. Вариант развития гермафродитного цветка (дихогамии), когда раньше созревают пыльники с пыльцой. Протандрия характерна для губоцветных, бобовых, кукурузы и свёклы (см. **Дихогамия**, **Протогиния**). Синоним – *протерандрия*.

**Протанопия (protanopia).** От греч. *protos* – *первый*, “*a*” – *нет*, *ops* – *глаза* и *-ia* – *условия*. Дихромазия, обусловленная отсутствием в колбочках пигмента, воспринимающего красный цвет (слепота на красный и сине-зелёный цвета) (см. **Дальтонизм**).

**Протаспис.** От греч. *protos* – *первый* и *aspis* – *ядовитая змея*, а также *ехидна*. Название, данное вылупившейся из яйца личинки трилобитов. В дальнейшем такая личинка, переживая периодические линьки, наращивала новые *постларвальные* сегменты тела (максимально до 42), проходя стадии *метасписов* и *голасписов*, что характерно для постэмбрионального развития по типу *этиморфоза*.

**Протеазы.** От греч. *protos* – *первый* и суффикса “*аза*”, обозначающего ферменты. Ферменты-гидролазы, разрушающие пептидные связи в белках и полипептидах (протеолитические ферменты). Могут действовать как эндо-, так и экзопептидазы. Примеры протеаз: трипсин, панкреатин (очищенный\*), пепсин, папаин, эластаза, коллагеназа.

\*Неочищенный панкреатин содержит также дезоксирибонуклеазу.

**Протеасомы.** От греч. *proteasa* – *протеаза* (фермент, разрушающий *протеины*) и *soma* – *тело*. Мультиферментные РНК-белковые каталитические комплексы, осуществляющие в цитозоле клеток *избирательную* деградацию дефектных белков (белков с аномальной конформацией), или уже ненужных (например, циклинов или белков, ассоциированных с мембранами), но только после обязательного ковалентного присоединения к ним молекул белка убиквитина, который играет роль “чёрной метки”. Протеасомы можно сравнить с мини-фабриками клетки по утилизации “мусора”. Выход протеасом из строя приводит к “захламлению” клетки белковыми фрагментами, а в случае нейронов к их гибели и дегенеративным процессам в ЦНС. Образно протеасомы называют *бродячими шредерами\** (см. **Блок разрушения**, **Убиквитин**).

Учёные Института биологии развития РАН обнаружили, что протеасомы в опухолевых клетках щитовидной железы значительно

более активны, чем протеасомы в нормальных клетках. На основе этого важного научного факта они разрабатывают экспрессный метод диагностики рака щитовидной железы, клетки которого трудно отличить от нормальных клеток.

От англ. shredder – *резак* (машинка, предназначенная для уничтожения бумажных документов).

**Протеиды.** От греч. protos – *первый* (протеины) и eidos – *сходство, вид*. Белки, в которых присутствуют небелковые (простетические) группы.

**Протеиндисульфидизомераза (PDI).** Представитель семейства ферментов, контролирующего образование дисульфидных мостиков в белках в процессе их созревания. Белок относится к постоянным компонентам полостей ЭПР и обладает высоким сродством к ионам кальция ( $\text{Ca}^{2+}$ ). Содержит два тиоредоксиновых домена, восстанавливающих серу, и способствующих правильному образованию дисульфидных связей (мостиков) в белках, созревающих в полостях ЭПР. Синоним – *дисульфидизомераза*.

**Протеинкиназа А.** От греч. греч. protos – *первый* (протеины), kinema – *движение* и “аза” – суффикс, указывающий на то, что это фермент. (РКА). сАМР-зависимая протеинкиназа. Ингибирует протоонкоген c-raf. В нейронах ассоциирована с регуляторной субъединицей – “A kinase anchor protein” (АКАР).

**Протеинкиназы.** От греч. греч. protos – *первый* (протеины), kinema – *движение* и “аза” – суффикс, указывающий на то, что это фермент. Ферменты, модифицирующие белки фосфорилированием (ковалентным присоединением ортофосфата при участии АТФ с образованием АДФ) по остаткам серина, треонина и тирозина. Противоположное действие оказывают *фосфатазы*.

**Протеиноиды.** От греч. protein – *белок* < protos – *первый* и eidos – *сходство, вид*. Нерастворимые фибриллярные белки, входящие в состав волос, рогов, копыт (кератин) и шёлка (фиброин). Характерной особенностью протеиноидов является высокое содержание серы.

**Протеины\*.** От греч. protein – *белок* < protos (proteios) – *занимающий первое место, первичный*. Белки, состоящие только из аминокислотных остатков (простые белки). В белках аминокислотные остатки соединены друг с другом пептидной связью.

\*Название было дано в 1838 г. голландским биохимиком Жераром Мюльдером, который сформулировал свою теорию протеина. Мюльдер писал: “Без сомнения это наиболее существенный из известных компонентов живой материи и, по-видимому, жизнь без него была бы невозможна. Поэтому это вещество должно быть названо *протеином*”.

**Протектон.** От лат. protectio – *прикрытие, защита*. Единица иммунологической защиты, определяемая как минимальная критическая концентрация специфических антител в крови, необходимая для защиты организма от инфекции.

**Протенор.** От лат. названия клопа *Protenor*. Тип определения пола, свойственный многим насекомым и некоторым червям. Для этого типа характерно нечётное число хромосом в клетках мужских особей (у *Protenor* их 21). При мейозе двадцать соматических хромосом распределяются равномерно между дочерними клетками (по 10 на клетку), а непарная двадцать первая половая хромосома остаётся только в одном из сперматогониев. Отсюда гаметы оказываются неодинаковыми по содержанию хромосом (явление *гетерогамии*). Эту непарную хромосому в своё время обозначили символом X (икс) и назвали *X-хромосомой* или *женской половой хромосомой* (см. **X-хромосома**).

**Протеогликаны\***. От греч. *protos* (*proteios*) – *занимающий первое место, первый* и *glykys* – *сладкий*. Разнообразные по размеру и составу белки внеклеточного матрикса (ВКМ), в том числе матрикса соединительной ткани, с которыми через остатки серина и аспарагина связаны гликозаминогликаны (ГАГ) – полимеры, состоящие из линейных цепей повторяющихся остатков дисахаридов (см. **Гликозаминогликаны**). Другими словами, протеогликаны – это цепи ГАГ, связанные с “коровым” белком. Поэтому протеогликаны отличаются от *гликопротеинов* типом и расположением сахарных остатков, присоединённых к молекулам белков. Во всех протеогликанах к остатку серина первым присоединяется “соединительный трисахарид”, состоящий из ксилозы и двух остатков галактозы. Протеогликаны образуют внеклеточные гидратированные гели с порами различных размеров (что позволяет тканям противостоять силам сжатия) и участвуют в межклеточной сигнализации, связывая факторы роста, а также другие секретлируемые белки, например протеазы, изменяя их активность. К протеогликанам ВКМ относятся *агрекан* и *декорин*, а два других – *глипикан* и *синдекан* входят в состав клеточной мембраны, где они играют также роль рецепторных молекул (см. **Агрекан**, **Декорин**, **Глипикан**, **Синдекан**). Протеогликан-4 вырабатывается хрящевыми клетками хондроцитами и обеспечивает смазывающий эффект трущимся поверхностям суставов. Синоним – *мукопротеины* (белки, соединённые с *мукополисахаридами*).

\*Название “протео” получили из-за того, что содержат полипептидную (белковую) сердцевину (кор), к которой присоединены сложные сахара *гликаны*.

**Протеолиз.** От греч. *protos* – *первый* и *lysis* – *растворение*. Ферментативный распад белков (деградация) до пептидов и аминокислот. Различают *внутриклеточный протеолиз*, происходящий при участии лизосом и протеасом, и *протеолиз в пищеварительном тракте*, протекающий в желудке и тонком отделе кишечника при участии пищеварительных ферментов-протеаз. Существует также *автопротеолиз* (автокаталитический протеолиз), при котором белок в определённых условиях самостоятельно отщепляет от себя часть аминокислот.

**Протеом\***. От греч. *protos* – *первый* (протеины) и *от* – *совокупность*. Понятие описывает совокупность всех белков, экспрессируемых геномом на протяжении жизни клетки. Другими словами, протеом – полный видоспецифический набор белков в отдельном организме или в отдельной клетке. Протеом типичной клетки человека состоит из примерно 100 тысяч различных белков, т. е. значительно превосходит число экспрессирующихся в клетке генов, а в целом протеом человека насчитывает более 250 тысяч белков\*\*, количественное содержание которых может различаться в 10–100 тысяч раз. Несоответствие между числом структурных генов в геноме человека и его протеомом объясняется выраженным для организма человека альтернативным сплайсингом пре-мРНК, экспрессией генов со сдвигом “рамки считывания” и посттрансляционной модификацией белков, в результате чего некоторые гены кодируют множество белков (см. **Метаболом, Транскриптом, Флаксом**).

Протеом человека представлен в постоянно обновляющемся каталоге “Атлас белков человека” (“Human Protein Atlas”) (с 2003 г. к началу 2018 г. установлено расположение более 12 тысяч белков в 30-ти компартаментах различных клеток человека!).

\*Термин появился в 1994 г. как лингвистический эквивалент термина “геном”.

\*\*Считается, что у человека больше 1 млн. различных типов белков и их вариантов!

**Протеомика.** Наиболее важная пост-геномная область в исследовании механизмов функционирования генов. Представляет собой раздел геномики, призванный проводить широкомасштабный, а в перспективе и глобальный анализ белков протеома. В настоящее время протеомику подразделяют на функциональную и структурную. Функциональная протеомика описывает количественные и качественные изменения в экспрессии белков (экспрессивные профили) при разных состояниях клеток (дифференцировка, пролиферация, пролиферативный покой, трансформация и т. д.). Структурная протеомика исследует аминокислотные последовательности, отвечающие за пространственную структуру, свойства и функции белков, анализируя путь движения информации от генома к его продуктам. Этот анализ включает также белок-белковые взаимодействия и взаимодействия белков с небелковыми молекулами\*. Главной технологической основой протеомики является двумерный электрофорез с последующей масс-спектрометрией (в различных её модификациях), позволяющий сравнивать образцы, взятые у больных и здоровых людей, с целью идентификации белковых маркёров болезней. Протеомика становится основой молекулярной (в том числе персональной) медицины. Уже идентифицированы белки-маркёры, использующиеся для диагностики рака печени, рака груди, колоректального рака и рака мочевого пузыря (см. **Протеомика экспрессионная, Псориазин, Статмин**). Протеомный анализ белков

(вкуже с полномасштабным анализом геномных последовательностей) различных патогенных микроорганизмов позволяет идентифицировать новые белки с потенциальными *вакцинными свойствами*, что выводит вакцинологию на качественно новый уровень.

\*Компьютерный анализ взаимодействия белков с малыми молекулами лежит в основе фармакологического моделирования, называемого *рациональный дизайн лекарств* (см. **Анализ “in silico”**).

**Протеомика экспрессионная.** От лат. *expressus* – *выразительный, резко выделяющийся, усиленный*. Раздел протеомики, занимающийся идентификацией дифференциально экспрессирующихся белков. Исследует появление новых маркёров болезней, а также количественное содержание белков, для которых выявляется корреляция с введением лекарственных средств, присутствием токсинов и изменением условий внешней среды. Синоним – *протеомика функциональная*.

**Протерандрия.** От греч. *proteros* – *более ранний* и *andros* – *мужская особь*. Индивидуальное развитие, при котором молодая особь сначала проходит функциональную фазу самца, а затем – самки.

**Протерогенез.** От греч. *proteros* – *более ранний* и *genesis* – *происхождение, рождение*. Форма развития организма, при которой на ранних стадиях индивидуального развития форм предковой группы появляются признаки новой систематической группы.

**Протерогиния.** От греч. *proteros* – *более ранний*, *gynaikos* (*gyne*) – *женщина* и *-ia* – *условия*. Более раннее созревание в двуполых цветках женских органов. Синоним – *протогиния* (см. **Протогиния**).

**Протерозой.** От греч. *proteros* – *более ранний* и *zoe* – *жизнь*. Геологическая эра, следующая за *археем* и предшествующая *палеозою*.

**Протеросома.** От греч. *proteros* – *более ранний* и *soma* – *тело*. Передний сегмент тела высших акарифформных клещей, включающий ротовые органы и две первые пары ног (см. **Акарифформные клещи**).

**Протисты (Protista).** От греч. *protistos* – *самый первый*. Одноклеточные организмы. Царство живых организмов, включающее простейших (*Protozoa* – пре-животные) и одноклеточные растения (*Protophyta* – пре-растения, включая некоторые водоросли), а также миксомицеты и одноклеточные грибы. Раздел науки, изучающий протист – *протистология*. Синоним – *простейшие*.

**Протовератрин.** От греч. *protos* – *первый* и названия чемерицы (*Veratrum*) – многолетнего растения из семейства мелантиевых (*Melanthiaceae*) порядка лилейных. Алкалоид, поражающий центральную нервную систему. В чемерице также содержится *протовератридин* и ряд других алкалоидов.

**Протогиния.** От греч. *protos* – *первый*, *gynaikos* (*gene*) – *женщина* и *-ia* – *условия*. Вариант развития гермафродитного цветка, когда рыльца созревают раньше пыльников. Протогиния характерна для крестоцветных, паслёновых, розоцветных и ряда других растений. Синоним – *протерогиния*.

**Протодерма.** От греч. *protos* – *первый* и *derma* – *кожа*. Наружный слой клеток верхушечной меристемы побега или корня.

**Протозои (*Protozoa*).** От греч. *protos* – *первый* и *zoa* (множественное число от *zoon* – *животное*). Общее название для всех одноклеточных гетеротрофных животных организмов (простейших) (см. также **Метазоа**). К протозоям относятся: 1. Высокоорганизованные инфузории, клетки которых содержат два ядра – вегетативное и генеративное (ядерный диморфизм) а поверхность покрыта ресничками (ресничные инфузории, или цилиата). 2. Жгутиковые (*Zooflagellata*), несущие от одного до нескольких или больше жгутиков, и по строению сходные с монадными протофитами. 3. Корненожки (*Rhizopoda*), использующие для передвижения и захвата добычи псевдоподии. 4. Споровики (*Sporozoa*) – относятся к паразитическим организмам.

**Протозоа.** От греч. *protos* – *первый* и *зоа*. Личиночная стадия у креветок, предшествующая стадии *зоа* (см. **Зоа**).

**Протокадхерины.** От греч. *protos* – *первый* и *calcium* – *кальций*, лат. *adhaere* (*adhaesi*, *adhaesum*) – *держаться* (за что-л.), *прилегать*, *застревать* и греч. *protein* – *белок*. Обширное семейство белков, регулирующих развитие нейронов и взаимодействие между ними. У осьминога (*Octopus bimaculoides*) при секвенировании генома обнаружено 1800! генов, кодирующих протокадхерины (см. **Кадхерины**).

**Протоконх.** От греч. *protos* – *первый* и *konche* – *раковина*. Раковина у личинок моллюсков.

**Протомерит.** От греч. *protos* – *первый* и *meros* – *часть*. Передний отдел тела у грегариин, несущий *эпимерит* (где, греч. *epi* – *над*, *сверху*) или *мукрон*.

**Протонема.** От греч. *protos* – *первый* и *nema* – *нить*. Первичная нить, развивающаяся из спор у мхов. Другими словами, первоначально образующаяся при прорастании споры нить, имеющая вид ветвящейся нитчатой водоросли или пластинки. Протонема даёт начало гаметофиту, способному к фотосинтезу.

**Протонефридии.** От греч. *protos* – *первый* и *nephridion* (уменьшительное от *nephros* – *почка*). Примитивные органы выделения и осморегуляции (протопочки) у большинства плоских и первично-полостных червей, немертин, у ланцетника и личинок моллюсков. На внутренних концах протонефридий содержатся трубчатые клетки – *соленоциты*, несущие жгутики, а фильтрация на замкнутых концах протонефридий осуществляется с помощью специальных клеток *циртоцитов* (см. **Циртоциты**, **Соленоциты**).

**Протонимфон.** От греч. *protos* – *первый*, *pupa* – *личинка* (нимфа) и *on* – *существо*, *сущее*. Название, данное личинкам морских пауков (*Pantopoda*).

**Протоокоген *c-raf*.** Семейство генов, продукты которого семейство белков Raf относящихся к клеточным протеинкиназам, активирующим МКК-протеинкиназы.

**Протоонкоген *erbB*.** Продукт гена гомологичен части рецептора эпидермального фактора роста EGF. Его название образовано от названия опухоли эритробластомы (*erythroblastoma*), вызываемой гомологичным онкогеном вируса. Повышенная экспрессия онкогена наблюдается, например, при раке кожи, когда опухоль изобилует рецепторами EGF. В настоящее время разработаны препараты- блокаторы рецепторов EGF, разрешённые к клиническому применению, – *эрбитакс* (цетуксимаб) и *иресса* (гефитиниб).

**Протоонкоген *mos*.** Клеточный ген, продукт которого белок *Mos* способен связываться с кинетохорами метафазных хромосом и, тем самым, блокировать яйцеклетку в метафазе второго мейоза. Является компонентом цитостатического фактора *CSF*.

**Протоонкогены.** От греч. *protos* – *первый, первичный*, *onkos* (*onc*) – *вздутие, опухоль* и *гены*. Нормальные клеточные гены, обозначаемые как *c-onc* и участвующие в ключевых процессах жизнедеятельности клетки: пролиферации, роста и дифференцировки. Продукты протоонкогенов принимают участие в процессах внутриклеточной передачи митогенных сигналов и регуляции транскрипции, и в норме активируются только внешними сигналами (митогенами – факторами роста). По первичной структуре представляют собой гомологи (прототипы) вирусных онкогенов (*v-onc*)\*. В результате мутирования, делеций и других структурных перестроек (например, возникновение генов слитного типа), а также в результате суперэкспрессии протоонкогенов нарушается контроль нормальной пролиферации и дифференцировки клеток, а протоонкогены приобретают свойства генов, вызывающих развитие опухолей. Отсюда мутантные версии протоонкогенов называются *онкогенами*. Протоонкогены, как и другие гены эукариот, имеют типичную экзонно-интронную структуру, т. е. кроме кодирующих участков несут незначительные последовательности. По характеру проявления протоонкогены представляют собой *доминантные гены* (достаточно присутствие одной мутантной копии гена).

\*Все изученные ретровирусные онкогены имеют свои клеточные гомологи. Факт родства вирусного онкогена и клеточного протоонкогена (на примере гена *src*) впервые установили американские учёные: микробиолог Джон Майкл Бишоп (John Michael Bishop, 1936) и хирург, ставший молекулярным биологом, Гарольд Эллиот Вармус (Harold Elliot Varmus, р.1939), получившие Нобелевскую премию в 1989 г.

**Протопатический.** От греч. *protos* – *первый* и *pathos* – *страдание*. Тип чувствительности боли, при котором болевое возбуждение распространяется очень медленно и требует сильного возбуждения.

**Протоплазма\***. От греч. *protos* – *первичный* и *plasma* – *нечто сформированное (оформленное, вылепленное)*. 1. В общем смысле, *протоплазма* – содержимое клеток, кроме плазматической мембраны (оболочки). Другими словами – это цитоплазма со всеми её включениями и органеллами. Немецкий ботаник Эдуард Страсбургер (1844–1912)

подразделил протоплазму на *нуклеоплазму* и *цитоплазму*. По меткому выражению французских цитологов Поликара и Бесси\*\*, протоплазму можно уподобить фабрике с цехами, подсобными службами, машинами, внутренним транспортом и механизмами по доставке сырья, и вывозу готовой продукции. В настоящее время термин используется редко.

2. Термин, как синоним *цитоплазмы*, используется для обозначения содержимого растительных клеток, а также простейших одноклеточных, исключая ядро клетки.

\*В научный обиход термин ввёл в 1839 г. чешский естествоиспытатель Ян Эвангелиста Пуркинье (1787–1869) для обозначения желеобразного вещества, из которого, по его мнению, развиваются животные клетки. Немецкий биолог и эмбриолог Оскар Гертвиг (Hertwig, 1849–1922) в 1892 г. назвал протоплазмой “живое вещество” клетки. В настоящее время термин “*протоплазма*” используется редко, однако из него возникли многие слова современного биологического словаря: *кариоплазма* – вещество, заполняющее ядро клетки; *протопласт* – клетка, лишённая клеточной оболочки, а слово *плазма* стало использоваться в физике.

\*\*А. Policard, M. Bessis, 1968.

**Протопласт (устар.).** От греч. *protos* – *первый* и *plastos* – *вылепленное*. Исходно этот термин возник для обозначения всей совокупности компонентов живой растительной клетки. Различают структуры протопласта, видимые в световой микроскоп, к которым относятся ядро, пластиды, митохондрии, вакуоли и сфероиды, а также ультраструктуры – плазмалемма, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, рибосомы и микротрубочки. Протопласт снаружи окружён клеточной оболочкой. Протопластом также не совсем правильно называют растительную или дрожжевую клетку, лишённую клеточной оболочки с помощью соответствующих литических ферментов\* (см. **Гимнопласт**).

\*Наиболее подходит для этих целей так называемый “улиточный фермент” – препарат, получаемый из пищеварительного сока улитки *Helix pomatia*.

**Протопласты.** От греч. *protos* – *первый* и *plastos* – *вылепленный*. Бактериальные клетки, утратившие свои клеточные стенки и окружённые только цитоплазматической мембраной, например, бактерии, обработанные лизоцимом (см. **Лизоцим**). При нахождении в растворе с таким же осмотическим давлением, что и внутри клетки, такие бактерии выживают и принимают сферические формы, называемые *протопластами*.

**Протоподиты.** От греч. *protos* – *первый*, *podus* – *нога* и *eidos* – *сходство, вид*. Составная часть (анатомическая структура) примитивной конечности у ракообразных. В её состав входят также *экзоподиты*, *эндоподиты* и *эпиподиты* (см. **Эпиподиты**)

**Проторакальная железа (торакальная железа).** От греч. *pro* – *перед* и *thorax* – *грудь*. Эндокринный орган насекомых, вырабатывающий гормон, запускающий у личинки линьку.

**Проторы.** От греч. *pro* – *перед, до* и *toros* – *прокладывать тропу, борозду*. Общее название эндогенных регуляторов деления клеток (факторов роста – стимуляторов и ингибиторов деления клеток). Имеют различную локализацию, как в отдельных органах, так и в клетках.

**Прототоксин.** От греч. *protos* – *первый, первичный* и *toxikon* – *яд, токсин*. Белок, синтезируемый *Bacillus thuringiensis*, токсичный для многих насекомых, особенно растительноядных, но безвредный для млекопитающих. В кишечнике насекомых превращается в активный *дельта-токсин*. Ген прототоксина используется для создания трансгенных растений, не поедаемых насекомыми. Так, например, был создан картофель, устойчивый против колорадского жука.

**Прототоракс.** От греч. *protos* – *первый* и *torax* – *грудь*. Первый грудной сегмент личинки насекомых.

**Прототрох.** От греч. *protos* – *первый* и *trochus* – *колесо*. Ресничный пояс, охватывающий тело личинки у полихет (см. **Трохофора**).

**Протракторы.** От лат. *pro* – *перед, впереди* и *tractor* – *тянущий*. Например, мышцы-протракторы обеспечивают высывание зубов из пирамидок у морских ежей (см. **Аристотелев фонарь, Ретракторы**).

**Протромбин.** От греч. *pro* – *перед*, *thrombos* – *сгусток крови* и *protein* – *белок*. Гликопротеин плазмы крови ( $\alpha_1$ -глобулин) – кофермент тромбина. По биохимической функции представляет собой протеазу, превращающуюся в присутствии тромбопластина и ионов кальция в тромбин (см. **Тромбин**). В норме в 100 мл крови содержится около 20 мг протромбина. Синтезируется и запасается в паренхиме печени, синтез зависит от витамина К. Синоним – *фактор II*.

**Прототрофы.** От греч. *protos* – *первый, первичный* и *trophe* – *питание*. 1. Штаммы микроорганизмов (бактерий и грибов), синтезирующие все необходимые для жизни вещества, включая витамины и незаменимые аминокислоты. Прототрофы способны расти на минимальной питательной среде (среде без экзогенных питательных добавок) (см. также **Ауксотрофы**). 2. Организмы, питающиеся только неорганическими веществами. 3. Гетеротрофные организмы, способные синтезировать *de novo* какие-то соединения, например, пуриновые и пиримидиновые нуклеотиды.

**Протофиламенты.** От греч. *protos* – *первый, первичный* и лат. *filamentum* – *нить, волокно*. Фибриллярные, продольно расположенные структуры, образующие микротрубочки (13 протофиламентов образуют стенку микротрубочки). Собираются из тубулиновых димеров ( $\alpha$ - и  $\beta$ -тубулина), которые образуют тяжи и затем микротрубочки. На димер тубулина расходуется две молекулы ГТФ. Два белка, получившие название “*тау-белок*” и “*высокомолекулярный белок*” (ВМБ), способствуют образованию

микротрубочек, хотя и не обязательны для их сборки (см. **Микротрубочки**, **Кальмодулин**).

**Протофиты.** От греч. *protos* – *первый* и *phyton* – *растение*. Перворастения, древнейшие *эукариотические одноклеточные* растения. Этот термин отражает не название таксономической группы, а только степень организации. Представители протофитов есть среди всех групп водорослей, исключая только бурые водоросли. У протофитов различают несколько жизненных форм: 1. Монадную (подвижная, обеспеченная жгутиком форма). 2. Капсульную (неподвижную, имеющую клеточную стенку и оболочку из слизи). 3. Кокковую (неподвижную с клеточной стенкой). 4. Ризоподиальную (подвижную, способную к амёбоидным движениям). Протофиты есть также среди грибов, которые в отличие от водорослей относятся к гетеротрофам.

**Протрузии.** От греч. *pro* – *перед*, *раньше* и *trusia* – *выталкивание*. 1. В клеточной биологии – выталкивание (выдавливание) вперёд. Первый этап при направленном движении клетки, заключающийся в изменении её формы на ведущем краю. Образование протрузий происходит за счёт полимеризации актиновых микрофиламентов (*G-актин* → *F-актин*). Различают два вида протрузий: *филоподии* и *ламеллоподии*. Какие по форме образуются протрузии, зависит от типа клеток и стимулирующего агента (хемоаттрактанта). 2. Термин применяется также в клинической практике для обозначения факта выпячивания стенки органа или образования грыжи межпозвоночного диска.

**Профаг.** От греч. *pro* – *перед* и фаг. Стабильный компонент бактериальной “хромосомы”, представляющий собой встроенный в неё лизогенизирующий геном умеренного фага (скрытый фаг). Одна из особенностей профага заключается в том, что он предохраняет клетки от размножения в них гомологичных суперинфицирующих фагов (см. **Дисиммунные фаги**). Синоним – *провирус*, если речь идёт об инфицированной эукариотической клетке.

**Профаза.** От греч. *pro* (*pre*) – *перед*, *до*, *впереди* и *phasis* – *появление*. Стадия митоза, при которой из хроматина начинают формироваться путём конденсации\* и сверхспирализации видимые хромосомы (в ходе профазы происходит значительное сокращение длины хромосом), а также исчезают ядрышки и удвоенные центриоли начинают расхождение к полюсам клетки. Также в течение профазы на хромосомах появляются кинетохоры, цитологически представленные в виде сферической массы. Наконец, незадолго до конца профазы разрушается ядерная оболочка, распадаются ядрышки, и формируется веретено деления (нити веретена присоединяются к кинетохорам).

\*Процесс конденсации сопровождается модификацией гистоновых и негистоновых белков, в частности, в начале профазы фосфорилируется гистон H1.

**Профайлинг.** От англ. *profiling* – *профилирование* (получение профиля). Установление экспрессионного профиля генов. Например,

молекулярный профайлинг индивидуальных опухолей – установление профиля генов в конкретных опухолях с целью проведения в последующем *таргетной терапии* (см. **Таргентный**).

**Профилин.** От фр. profiler – *придавать чему-либо требуемые очертания* и греч. protein – *белок*. Высокоспециализированный цитоплазматический актин-связывающий (актинассоциированный) белок, модулирующий организацию актина. Профилин катализирует замену ADP-актина на АТР-актин (обмен ADP на АТР) и отщепляет мономеры актина от тимозина-β4, предотвращая тем самым связывание G-актина с минус-концом (“заострённым” концом) актинового филамента. Профилин предотвращает полимеризацию G-актина даже в присутствии достаточного количества ионов K<sup>+</sup> и Mg<sup>2+</sup>. Считается, что профилин регулирует объём G-актинового пула клетки (см. также **Тимозин-β4**, **Актин**).

**Профузный.** От лат. profusus – *обильный, слишком расточительный*. Например, профузный понос, профузное кровотечение.

**Прохлорофиты.** От лат. pro – *перед*, греч. chloros – *зеленовато-жёлтый* и phyton – *растение*. Небольшая группа прокариот, рассматриваемые некоторыми авторами как переходная группа. По составу фотоакцепторных пигментов они находятся ближе к водорослям и не содержат фикобилинпротеидов, а по остальным признакам – к цианеям (цианобактериям).

**Прохорез.** От лат. pro – *перед* и choros – *место*. Процесс постепенного распространения группы организмов из первоначального места их возникновения.

**Процельные позвонки.** От греч. pro – *перед* и koilos – *полость*. Позвонки осевого скелета, у которых передняя поверхность тел вогнута, а задняя, напротив, выгнута. Такие позвонки характерны для бесхвостых амфибий (см. **Амфицельные позвонки**, **Опистоцельные позвонки**).

**Процеркоид.** От лат. pro – *перед*, kerkos – *хвост* и eidos – *сходство, вид*. Название личинки ленточных червей, развивающихся в полости тела первого хозяина (беспозвоночного) (см. **Корацидий**, **Плероцеркоид**).

**Процессинг.** От англ. processing – *обработка, переработка, преобразование*. Поскольку белки кодируются экзонами, представляющими собой модульные блоки информации, термин, используется для обозначения *совокупных изменений первичного транскрипта* (пре-мРНК) при превращении его в зрелые мРНК, поступающие в цитозоль для трансляции. После транскрипции могут происходить следующие изменения: 1. Формирование “колпачка” (“cap”) на 5'-конце молекулы (метилирование и образование структуры m<sup>7</sup>G<sup>5'</sup>ppp<sup>5'</sup>N<sub>1</sub>mN<sub>2</sub>m...). 2. Разделение всей последовательности пре-мРНК на части и удаление внутренних участков (интронов). 3. Соединение оставшихся участков (экзонов), называемое *сплайсингом* (при этом “сращивание” экзонов может протекать по-разному, тем самым создавая иногда множество иРНК, кодирующих не идентичные белки). 4. Добавление к 3'-концу poly(A) последовательности

(полиаденилирование). 5. Метилирование внутренних оснований (сайтов). 6. Упаковка в комплексы, включающие специальные белки. Таким образом, прежде чем выйти из ядра в цитозоль, пре-мРНК подвергается вторичной перестройке (проходит этап “созревания”), обеспечивающей её функциональность. Кроме того, в ядре мРНК подвергается тщательной “проверке на качество”, и, если обнаруживаются несоответствия, то такая иРНК разрушается (см. **Сплайсинг, РНК-надзор**).

**Прозэмбрион.** От греч. *pro* – *перед* и греч. *embriou* – *зародыш*. 1. Буквально, предшественник эмбриона (англ. *proembryo*). 2. В ботанике, двуклеточный предзародыш, возникающий при первом делении зиготы. 3. Предросток (термин используется в алгологии).

**Проядра.** От греч. *pro* – *перед* и *ядро*. После проникновения сперматозоида в яйцеклетку его гаплоидное ядро не сразу сливается с её гаплоидным ядром, образуя диплоидный *синкарион*. Такие гаплоидные ядра, временно существующие внутри яйцеклетки, и называются *проядрами*. На этой стадии проядра можно извлечь и трансплантировать их в другую яйцеклетку, чтобы получить диплоидную зиготу, в которой будет либо два женских, либо два мужских проядра (два одинаковых набора хромосом, или два одинаковых генома). В экспериментах на мышах, поставленных с целью получить мышь только от одного родителя и проведённых ещё в середине 1980-х годов, было показано, что такая искусственно созданная зигота при имплантации в матку начинает развиваться, но только до определённой стадии. Зигота, содержащая только материнские хромосомы, не образует хорион (плаценту), а зигота с отцовскими хромосомами не образует сам эмбрион, формируя только его покровы и огромную плаценту (см. **Плацента, Пузырный занос, Импринтинг генов (половой)**). К месту сказать, в 2007 г. была получена мышь с двумя женскими гаплоидными геномами (*mice from bi-maternal embryos*). Это удалось сделать создав в двух зонах женского ядра образец метилирования, схожий с картиной метилирования, характерной для мужского пронуклеуса. Синонимы – *пронуклеусы, прокарионы* (см. **Пронуклеусы**).

**Прунинг синаптический.** От англ. *pruning* – *удаление лишнего* (*prune* – *обрезать, подрезать, прорезживать, pruner* – *секатор*). Избирательная потеря синапсов в процессе онтогенеза, или в тех случаях, когда связи между нейронами не используются. Считается, что при прунинге происходит удаление лишних (не эффективных) синапсов. Феномен прунинга касается не только сокращения числа синапсов, но и числа нейронов. Он характерен для процесса завершения созревания головного мозга у детей, и был открыт в 2007 г\*. Прунинг обеспечивается процессом клеточной аутофагии (внутриклеточной деградации), сопровождающей жизнедеятельность любой нормальной клетки (см. **Аутофагия**). На рубеже окончания детства и перехода в отрочество у здоровых детей число синапсов сокращается почти на 50 %, что обеспечивает, по-видимому, оптимальную эффективность

функционирования нейросетей в ЦНС. Обнаружено, что у детей, страдающих аутизмом, прунинг, если и наблюдается, то в очень сглаженной форме (не более 15 %), что говорит о более высокой синаптической плотности их мозга (см. **Аутизм**). Следует отметить, что *прунинг* и *синаптогенез*, как и *нейрогенез* постоянно изменяют архитектуру головного мозга, что характеризует его как развивающуюся на протяжении всей жизни человека адаптивную структуру (см. **Синаптическая пластичность**).

\*В исследованиях, проведённых в 2007 г в Оксфорде, было обнаружено, что у взрослых людей в медиодорсальном ядре таламуса нейронов на 40 % меньше, чем у новорождённых.

**Пруритический.** От англ. *prurience* < лат. *pruritus* (*prurigo*) – зуд, кожная болезнь, вызывающая зуд (англ. *itch* – зуд, чесотка). Относящийся к зуду, зудящий (*pruritic*). Зуд постоянно сопровождает людей и животных по жизни. Встречаются также формы неукротимого и очень мучительного зуда, непроходящего годами, и часто носящего аллергический характер. С зудом связаны многие кожные заболевания, такие как псориаз, чесотка, различные формы дерматитов и крапивница (уртика), а также активность некоторых гельминтов, например, остриц, вызывающих раздражение околоанальной области, где самки откладывают яйца (см. **Уртикальная сыпь**).

**Пруритогены.** От лат. *pruritus* – зуд и греч. *genan* – порождать. Вещества, вызывающие зуд, провоцирующие жжение в коже (кожа – единственный орган, где возникает зуд). Основной эндогенный агент, провоцирующий зуд – гистамин; он вызывает зуд даже при нанесении на кожу (см. **Гистамин, Лаброциты**). Существует также множество пруритогенов негистаминовой природы. Например, при нанесении на кожу протеиназы, получившей название *мукунаин*\* возникает зуд. Протеиназы очень распространены в природе; они присутствуют в слюне жалящих насекомых (вспомните зуд, вызванный комариным укусом) и секретах бактерий. За возникновение зуда отвечает особая часть нервной системы, простирающаяся от наружных слоёв кожи до корковых центров головного мозга (области передней поясной коры), а пруритогены активируют рецепторы сенсорных окончаний в коже\*\*. В 2001 г. было открыто целое семейство опосредующих зуд рецепторов *Mrgprs* (*Mas-related G-protein-coupled receptors*). Некоторые из них присутствуют в сенсорных нейронах кожи. Огромное количество данных указывает также на то, что и болевые рецепторы участвуют в возникновении зуда.

\*Компонент вызывающего жжение порошка, полученного из тропического растения *мукуны жгучей*. Представляет собой протеолитический фермент, активирующий особые кожные рецепторы PAR2 (активируемый протеиназой рецептор), путём отщепления небольшого пептида от молекулы белка PAR2.

\*\*Чесание (расчёсывание, царапанье) зудящих мест приносит освобождение от зуда и даже наслаждение в результате активации *центра*

*вознаграждения*, который, как известно, реагирует на наркотики (см. “Система вознаграждения”). Зуд – это эволюционно возникший предупреждающий об опасности сигнал (жалящие насекомые, ядовитые растения), а расчёсывание приводит иммунную систему в состояние готовности, чтобы отразить попадание чужеродных веществ в организм.

**Псаммозные (псаммомные) тельца.** От греч. psammos – *песок*. Песчаные тельца. Конкременты (образования) округлой формы и слоистой структуры (концентрически расслоённые), содержащие соли кальция. Синоним – *калькосфериты*.

**Псаммон.** От греч. psammos – *песок* и on – *существо, сущее*. Организмы (большой частью микроскопические), обитающие во влажном прибрежном песке рек и озёр.

**Псаммофилы.** От греч. psammos – *песок* и philia – *склонность*. Организмы (животные и растения), населяющие пески.

**Псаммофиты.** От греч. psammos – *песок* и phyton – *растение*. Растения, населяющие подвижные пески пустынь. Подвижность песков накладывает особый отпечаток на биологические свойства и морфологию псаммофитов. Они способны образовывать придаточные корни на засыпаемых частях стебля и закладывать почки на обнажаемых корнях. Синоним – *песколюбы*.

**Псевдоаутосомные районы.** От греч. pseudos – *ложный, мнимый* и аутосомы. Небольшие области (около 2,6 млн. н.п.), обозначаемые как PAR1 и PAR2, расположенные на концах X- и Y-хромосом (концах q- и p-плеч). Содержат гены, одинаковые для обеих хромосом. Эти гены могут быть активными и в инактивированной X-хромосоме, что влияет, несмотря на феномен X-инактивации, на фенотипические признаки у людей с нарушенными кариотипами половых хромосом (см. **X-инактивация, Лайонизация, Синдром Тёрнера, Синдром трипло-X, Синдром Клайнфельтера**). Предполагается, что похожесть этих областей позволяет найти друг друга сильно отличающимся половым хромосомам (X- и Y-) и сформировать странную пару в профазе мейоза I в процессе сперматогенеза (когда формируются биваленты) (см. **Биваленты, Зигонема, Гомологичные хромосомы**). Считалось также, что Y-хромосома, содержащая значительное число повторов, может конъюгировать сама с собой.

**Псевдогамия.** От греч. pseudos (pseutikos) – *ложный, мнимый*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. 1. Псевдополовой процесс, при котором после слияния гамет и активации яйцеклетки мужской пронуклеус (мужское ядро) растворяется. 2. Процесс образования зародыша в семени без оплодотворения.

**Псевдогемальная система.** От греч. pseudos – *ложный, мнимый* и haima – *кровь*. У иглокожих система каналов, развивающихся из обособленных участков вторичной полости тела, окружающих кровеносные сосуды.

**Псевдогены.** От греч. *pseudos* – *ложный, мнимый*. Обязательные компоненты генома – функционально неактивные копии клеточных генов (остатки нефункционирующих “родительских” генов, ставших, в силу тех или иных причин, ненужными), возникающие за счёт процессов мутационной деградации и распространяющиеся в геноме за счёт механизма обратной транскрипции. Содержат нуклеотидные последовательности, сходные с последовательностями функционально активных генов, но не экспрессируются с образованием функциональных белков. Причиной отсутствия активности таких генов могут быть мутации, нарушающие механизм инициации транскрипции, или препятствующие прохождению сплайсинга на границах экзонов/интронов, или, наконец, приводящие к преждевременной терминации трансляции. Псевдогены в основном локализуются далеко от породивших их функциональных генов (в одной и той же хромосоме или даже в других хромосомах). Их поразительное распространение и взрывное увеличение числа в геноме\* – отличительный признак эволюционных преобразований у высших позвоночных и млекопитающих, но особенно, у человека\*\*. Псевдогены образно называют “тупиками эволюции”, “молекулярными ископаемыми”, “молекулярными реликтами” и “генетическими рудиментами”, почему-то сохраняющимися в геноме как обязательный балласт. Иногда “выключенные” гены могут снова “включаться”, и это приводит к возникновению атавизмов. Интересно отметить, что мутации, выводящие из строя такие гены, не отсеиваются отбором, а, напротив, накапливаются, поскольку они безразличны для выживания организма. Поэтому псевдогены следует рассматривать как накопители мутаций. Пока затруднительно дать ответ на вопрос, почему неконтролируемые псевдогены заполнили геном человека и сохраняются в нём, наращивая свою многокопийность. Синонимы – *ретронсевдогены*, *ретрогены* (см. **Псевдогены процессированные, Ретрогены**).

\*Такой взрывной, подобный извержению вулкана, эволюционный процесс был назван “моделью Везувия” (W-H. Li, D. Graur, 1991).

\*\*Псевдогены беспрецедентно распространены в геноме человека и часто их в 10–100 раз больше, чем соответствующих функциональных генов. Так в геноме человека большинство генов, контролирующих обонятельные рецепторы, превратились в псевдогены. И это отличительный признак человека от многих животных, обоняние для которых играет важнейшую роль в процессе выживания.

**Псевдогены процессированные.** Чаще неактивные копии клеточных генов, не содержащие интронов (в отличие от нормальных генов, имеющих прерывистую экзон/интронную структуру). Возникают как продукты обратной транскрипции зрелых мРНК (см. **Процессинг, Ретрогены**).

**Псевдогомф\*.** От греч. *pseudos* – *ложный* и *gomphus* – *деревянный колышек, гвоздь*. Основание тела (таллома) у кустистых лишайников, которым оно крепится к субстрату (камням или коре деревьев) (см. **Гомф**).

\*Гомф – листоватый таллом, прикрепленный к субстрату.

**Псевдомиксис.** От греч. *pseudos* – *ложный, мнимый* и *mixis* – *смешение*. Тип полового процесса, при котором происходит слияние двух недифференцированных по признаку пола вегетативных клеток.

**Псевдомонады.** От греч. *pseudos* – *ложный* и *monas* (*monados*) – *единица*. Буквально, ложные монады. Род анаэробных, подвижных, грамотрицательных бактерий семейства *Pseudomonadaceae*. Распространены преимущественно в почве, а также в морской и пресной воде, и лишь некоторые виды патогенны для животных или растений. Относятся к микроорганизмам, обладающим самым большим прокариотическим геномом. Типичный представитель – возбудитель синегнойной инфекции *Pseudomonas aeruginosa*.

**Псевдонормальный кариотип.** От греч. *pseudos* – *ложный, мнимый*. Ложный кариотип, возникающий в результате нарушения процесса расхождения хромосом при делении клетки, приводящего к формированию зародыша с необычным диплоидным набором хромосом, в котором все хромосомы происходят от одного родителя. Различают *диандрические* кариотипы, если все хромосомы имеют отцовское происхождение и *дигенические*, когда все хромосомы имеют материнское происхождение\*.

\*Уже хорошо известно, что геном отца вносит главный вклад в развитие плаценты и плодных оболочек, а геном матери – в развитие самого зародыша (неравноценность участия родительских геномов в развитии зародыша) (см. **Плацента, Проядра, Пузырный занос**).

**Псевдоподагра.** От греч. *pseudos* – *ложный, мнимый*. Подагropодобный артрит, вызванный накоплением в синовиальной жидкости суставов кристаллов пирофосфата кальция (см. **Подагра**).

**Псевдоподии.** От греч. *pseudos* – *ложный, мнимый*, *podos* – *нога* и *eidos* – *сходство, вид*. 1. Органы локомоции клетки (ложные выросты цитоплазмы), образующиеся за счёт полимеризации актиновых микрофиламентов на плюс-концах и деполимеризации на минус-концах. 2. Выступы протоплазмы (ложноножки) у одноклеточных организмов, например, у амёбы. Синонимы – *ламеллоподии, аксоподии, ризоподии* (у фораминифер) (см. **Ламеллоподия**).

**Псевдоцель.** От греч. *pseudos* – *ложный* и *kelia* – *полость*. Первичная полость тела, заполненная жидкостью, у круглых червей\*, происходящая из *бластоцеля* и представляющая собой пространство между эктодермой (покровами тела) и энтодермой кишки.

\*У плоских червей пространство между стенкой тела и внутренними органами заполнено мезенхимой (паренхимой) мезодермального происхождения.

**Псевдоэргаты.** От греч. *pseudos* – *ложный, мнимый* и *ergon* – *работа*. Рабочие особи у термитов (например, *Kaloterme flavicollis*). При определённых условиях псевдоэргаты могут дифференцироваться

в дополнительные половые особи, или в просолдат, или, наконец, в нимф, отличающихся наличием зачатков крыльев\* (см. **Эргаты**).

\*Нимфы могут развиваться в истинные (крылатые) половые особи, но сохраняют потенции к дифференцировке в просолдат, псевдоэргат и дополнительных половых особей.

**Псилофиты.** От греч. psilas – *голый* и phyton – *растение*. Ископаемая группа растений с плохо дифференцированным телом (без развитых корней и чёткого различия между листьями и стеблями), предшественники высших споровых растений. Синоним – *риниофиты* (от названия реконструированного типичного представителя – *Ринии большой (Rhynia major)*).

**Пситтакоз.** От греч. psittakos – *попугай* и -osis – *состояние*. В буквальном смысле, “лихорадка попугаев”. Острое инфекционное заболевание птиц, передающееся людям, у которых оно проявляется воспалением лёгких. Вызывается внутриклеточными паразитами *рикетсиями*. Относится к группе орнитозов\* (рикетсиозов). Пситтакоз – пример латентной инфекции, активирующейся у птиц при стрессе, например, таком как гнездование и размножение, что приводит к нарушению равновесия между паразитом и хозяином. Семейство заболеваний, вызываемых риккетсиями\*\*, называется группой *пситтакоза – лимфогранулёмы (P-LV)* (см. **Лимфогранулёма**).

\*Не совсем точное, но очень удобное название.

\*\*Большинство из них принадлежит к роду *Miyagawanella* или, по-другому, группы пситтакоза Бэдсона (род *Bedsonia*), названной в честь исследователя, внёсшего большой вклад в изучение этих микроорганизмов.

**Психоделический.** От англ. psychodelic < фр. psychedelique – *галлюциногенный*. Вызывающий галлюцинации (обычно речь идёт о наркотических средствах).

**Психолептики.** От греч. psyche – *душа* и leptos (lepton) – *лёгкий*. Группа лекарственных веществ, оказывающих успокаивающее действие на ЦНС и снимающих напряжение, тревогу, страх, а также усиливающих действие обезболивающих, наркотических и снотворных веществ. Синонимы – *нейролептики, нейроплегики, транквилизаторы, релаксанты*.

**Психомиметики.** От греч. psyche – *душа* и mimetos (mimetikos) – *подражать*. К ним относятся в основном вещества (яды), блокирующие М-холинорецепторы головного мозга, что приводит к затруднению или извращению передачи импульсов в центральных холинергических структурах.

**Психотропный.** От греч. psyche – *душа* и tropos – *поворот*. Оказывающий влияние на активность ЦНС и психику. Способный изменять настроение, поведение, снимать состояние тревоги и даже процессы мышления. Обычно речь идёт о фармакологических средствах, обладающих такими свойствами. К группе психотропных веществ относятся *антидепрессанты, нейролептики, нейроплегики,*

*транквилизаторы*. Синоним – *психостимулирующий* (относится к психоаналептикам).

**Психротолерантные микроорганизмы.** От греч. *psychria* – *холод* и лат. *tolerantia* – *терпение*. Микроорганизмы, обитающие в почвах и водоёмах пояса умеренных широт, обладающие высокой метаболической активностью при температурах ниже 20–30 °С.

**Психрофилы.** От греч. *psychria* – *холод* и *philea* – *склонность*. Организмы, способные жить и размножаться при низких температурах. Некоторые микроорганизмы иногда способны размножаться даже при температуре ниже 0 °С, вплоть до точки замерзания внутриклеточной воды. Примером таких организмов является “снежная” зелёная водоросль *Chlamidomonas nivalis*, образующая розоватые налёты\* на поверхности снега и льда. “Холодолюбивость” психрофильных микроорганизмов обусловлена тем, что их ферменты очень чувствительны к тепловой денатурации и теряют активность при незначительном повышении температуры.

\*Розовый цвет обусловлен спорами, окрашенными в красный цвет.

**Психрофиты.** От греч. *psychria* – *холод* и *phyton* – *растение*. Растения с ксероморфной структурой, очень похожей на структуру ксерофитов жаркой степи и обусловленной физиологической сухостью. Произрастают на влажных, но холодных почвах высоко в горах или в северных широтах. В качестве примера можно привести произрастающую в горах Кавказа *кобрезью* (*Cobresia capillifolia*), высокогорное растение из семейства осоковых. Ксероморфность уже отражена в самом названии этого растения, имеющего волосовидные листья\*.

\*От лат. *capilli* – *волосы* и *folia* < *folium* – *лист*.

**Псоралены (psoralens).** От фр. *psora* – *зуд* и лат. *leno* – *посредник*. Фоточувствительные химические вещества (фотосенсибилизаторы), содержащиеся в некоторых фруктах и зерновых культурах. Активированные солнечным светом псоралены могут связываться с ДНК и убивать делящиеся клетки. В восточной медицине (Индия, Египет) используются уже в течение нескольких тысячелетий для лечения кожных заболеваний.

**Псориаз.** От греч. *psoriasis* – *зуд, чесотка* (англ. *an itch*). Один из наиболее распространённых дерматозов человека. Чешуйчатый лишай, характеризующийся наличием чешуйчатых макулопапул преимущественно на локтях, коленях, коже головы (локальное, ограниченное воспаление кожи). Заболевание имеет наследственную природу и объясняется наличием у пробандов определённых генетических полиморфизмов\*. Вероятность заболевания псориазом возрастает почти в полтора десятка раз при наличии у человека антигена Сw6 системы HLA (повышенная склонность к псориазу и у носителей антигенов системы HLA B13 и Bw17). У представителей негроидной расы это заболевание отсутствует. Частота заболевания наиболее высока

на Фарерских островах (северо-восток Атлантики), в Норвегии\*\*, Швеции и Дании, где псориаз поражает в основном людей с голубыми глазами и светлой кожей. На острове Самоа псориаз не встречается, а в северном Казахстане почти 12% местного населения страдают псориазом в той или иной форме.

\*Чаше говорят о мультифакториальной природе заболевания, объясняемой моделью множественного аддитивного действия генов, обладающего пороговым эффектом.

\*\*Исключение составляют *лапландцы*, проживающие на севере Норвегии, которые представляют собой малую расу, возникшую при смешении европеоидов и монголоидов.

**Псориазин.** От фр. *psora* – зуд (псориаз, изъязвления) и греч. *protein* – белок. Белок, присутствующий в моче, при раке мочевого пузыря (ранний маркер заболевания).

**Р-тельца (Р-тельца).** От англ. словосочетания “processing bodies” – *перерабатывающие тельца*. Особые органеллы клетки, в которых происходит разрушение отработавших мРНК (Р-тельца – место гибели мРНК). На дрожжевых клетках показано, что прошедшие трансляцию мРНК устремляются в то место в клетке, где скапливаются ферменты, участвующие в утилизации мРНК. Получены данные, говорящие о том, что Р-тельца, кроме того, чтобы быть “кладбищами” мРНК, служат ещё и своеобразными местами их хранения про запас (депо мРНК), и в случае необходимости такие мРНК реактивируются. Это явление характерно для яйцеклеток, а также для нейронов, отвечающих за формирование структур памяти. Также обнаружено, что в клетках млекопитающих в Р-тельцах концентрируются белки, принимающие участие в процессах РНК-интерференции (см. **РНК-интерференция**). Наконец, есть данные, говорящие о том, что Р-тельца могут использоваться некоторыми вирусами, в частности вирусами иммунодефицита, как поставщики мРНК для сборки белков.

**Птеригоподии.** От греч. *pteryx* – *перо* (*pteron* – *крыло, перо*), *gone* – *семя*, *podus* (*podos*) – *нога* и *eidos* – *сходство, вид, подобие*. Специализированные копулятивные органы, обеспечивающие внутреннее оплодотворение у многих видов акул (как живородящих, так и икреметающих). Развиваются из видоизменённых лучей брюшных плавников, которые увеличиваются в размерах и образуют на каждом плавнике массивный вырост, несущий на внутренней стороне желобок. При спаривании самец складывает вместе оба выроста и вводит их в клоаку самки. Таким образом, у акул, например, “морских зебр” присутствует по два птеригоподия.

**Птерилии.** От греч. *pteryx* – *перо*. Участки кожи летающих птиц, на которых растут перья.

**Птерины.** От греч. *pteron* – *крыло*. Гетероциклические азотсодержащие соединения. Входят в состав пигментов глаз и крыльев насекомых.

**Птерозавры.** От греч. pteron – *крыло* и sauros – *ящер*. Ископаемые летающие ящеры, размером от воробья до гигантов. Крупные и гигантские ящеры, например, *кетцалькоатль*, масса которого достигала 250 кг, а размах крыльев 11 м, ставят исследователей в тупик своей способностью к полёту. Специалисты по биомеханике считают, что при таком весе ящер взлетал, отталкиваясь четырьмя конечностями.

**Птероптерин.** От греч. pteron – *крыло*. Химическое соединение, сходное по строению с фолиевой кислотой, но содержащее три остатка глютаминовой кислоты (см. **Фолиевая кислота**).. Синоним – *птероилтриглутаминовая кислота*.

**Птеростигма.** От греч. pteryx – *перо* и stigma. Крыловой глазок у насекомых (см. **Стигма**).

**Птиализм.** От греч. ptialin – *слюна*. Обильное слюноотечение.

**Птиалин.** От греч. ptialin – *слюна*. Старое название фермента *амилазы* слюны, расщепляющей до *мальтозы* (солодового сахара) крахмал, содержащийся в пище. Современный синоним птиалина – *диастаза*.

**“Птичье молочко”.** Образное название жирного секрета (жирной творожистой массы), выделяемого зобом у некоторых птиц (голубей, фламинго и др.), которым они кормят птенцов в период их выкармливания. Секрет образуется за счёт быстрого деления, слущивания и переваривания клеток слизистой оболочки зоба.

**Птоз.** От греч. ptosis – *падение, опадение*. Термин используется в анатомии и клинической медицине для обозначения состояния опущения какого-либо органа по сравнению с его нормальным анатомическим расположением. Например, *птоз* почки, *птоз* века.

**Птомаины.** От греч. ptoma – *падаль, труп* и *амины*. Токсичные соединения (амины), образующиеся при бактериальном разложении белков (так называемый “трупный яд”). Синоним – *птоматыны*.

**Пуантилизм.** От фр. pointillisme < англ. point – *точка*. Рисунки окраски организмов в виде точек. Например, у многих обитателей рифов орнаментальная окраска выполнена в виде точек, хорошо видимых вблизи, но сливающихся издали (смешивающихся на расстоянии). Пуантилизм окраски рыб несёт определённую информацию для видов, обитающих рядом, и защищает от хищников, для которых такая окраска на расстоянии вписывается в окружающий фон. К защитной форме окраски относится и так называемый “дробный камуфляж”.

**Пубертатный.** От лат. pubertas – *половозрелость* < pubers – *обрастание пухом*. Относящийся к периоду полового созревания (подростковому периоду завершения роста и созревания). Синонимы – *пубертальный* (англ. adolescence, а также youthful – *юношеский*, греч. hebetikos, лат. hebetudo – *неспособный, слабый, тупой*).

**Пудретки.** От фр. poudrette < poudre – *порошок, пудра*. Участки на коже у некоторых птиц (попугаев, цапель), покрытые “порошковым пухом”.

**Пузырный занос.** Заболевание (отклонение), связанное с неполноценно протекающей беременностью, при котором у женщины формируется только плацента и отсутствует эмбрион\*. Пузырный занос возникает при оплодотворении сперматозоидом, или значительно реже, одновременно двумя сперматозоидами безъядерной яйцеклетки. В результате развивается только плацента (хорион) и отсутствует эмбрион. Связано это с тем, что половые клетки (яйцеклетка и сперматозоид), кроме чисто *генетической информации*, записанной в последовательностях нуклеотидов, несут ещё и *эпигенетическую информацию*, обусловленную различными модификациями ДНК и гистонов, и отвечающую за то, как будет прочитываться в развивающемся эмбрионе его геном\*\* (см. **Геномный импринтинг, Импринтинг генов (половой), Плацента, Проядра**). Синоним – *хориоаденома* (см. **Хориоаденома**).

\*Отклонение наблюдается с частотой в среднем одно на 1200 случаев беременности, хотя в некоторых азиатских популяциях оно встречается в несколько раз чаще. При этом с помощью УЗИ выявляется аномально увеличенная плацента, наполненная пузырями, содержащими жидкость (откуда и произошло название заболевания).

\*\*В данном случае: будет ли включаться или нет в каждой паре генов отцовский или материнский ген?

**Пул.** От англ. pool – *общий фонд, запас*. Буквально, общий котел, объединённый резерв, совокупность чего-либо. Например, пул предшественников синтеза ДНК (пул нуклеотидов). В физиологии, пул – “кровеное депо”, в патофизиологии – скопление крови в любом участке тела, вследствие местного расширения вен и капилляров и замедления в них циркуляции крови.

**Пульмонология.** От лат. pulmo – *лёгкое* и греч. logos – *учение*. Клиническая дисциплина, изучающая дыхательную систему и лёгкие, а также их заболевания.

**Пульпа.** От лат. pulpa – *мякоть, мясистая часть* (мясо). 1. Рыхлая (мягкая) соединительная ткань, заполняющая полость зуба. 2. Основная ткань селезёнки. Подразделяется на красно-коричневую пульпу селезёнки – паренхиму селезёнки, содержащую синусы, и белую пульпу – совокупность лимфоидных фолликулов селезёнки.

**Пульс.** От лат. pulsus – *удар, толчок* (pulsus venarum – *биение пульса*). Толчкообразные ритмические колебания стенок артерий при движении крови, вызываемые сокращениями сердца и одновременно скоординированным пульсовым сокращением мышечной оболочки магистральных кровеносных сосудов, находящихся под контролем и водительством сосудодвигательного центра головного мозга. Возможно, что нарушение этой скоординированной пульсовой деятельности и является важной причиной сосудистых катастроф (а не только, или не столько, повышенное артериальное давление, возникающее при различных формах гипертензии (гипертонии)).

**Пуникалагин.** От лат. *punicum* (*punica*) – *гранат, гранатина*; синоним – *malum* – *древесный плод* (*punicans* – *красный*). Полифенольный антиоксидант, содержащийся в гранатовом соке.

**Пупарий.** От лат. *pupa* – *куколка*. 1. Покоящаяся стадия развития личинки у насекомых, на которой образуется куколка. 2. Оболочка куколки. Внутри пупария происходит метаморфоз (пупарий – этап метаморфоза). 3. У некоторых насекомых, например, белокрылок так называются нимфы последнего возраста, достигшие максимального состояния редукации\*. В фазе *пупария* закладываются имагинальные диски, из которых развиваются органы взрослого насекомого, отсутствующие у нимф. Изменения организации, происходящие в фазе пупария, почти сравнимы с метаморфозом в фазе куколки при полном превращении (см. **Нимфа**). Пупарий образуется из клеток гиподермы под действием гормональных сигналов (ювенильного гормона), вырабатываемых у дрозофилы *кольцевой железой*, отвечающей за включение процесса метаморфоза\*\*.

\*Они неподвижны и их органы, связанные с активным образом жизни (глаза, антенны), почти полностью редуцированы (находятся в состоянии рудиментов).

\*\*У дрозофилы известен мутантный ген *lethal giant larva*, препятствующий переходу личинок к метаморфозу (под его влиянием находятся клетки имагинальных дисков, а также клетки половых желёз).

**Пуринорецепторы.** Рецепторы синапсов автономной (вегетативной) нервной системы, иннервирующей внутренние органы, медиаторами которых являются пуриновый нуклеозид аденозин (P1-рецепторы) и пуриновый нуклеотид АТФ (P2-рецепторы, последние согласно современной классификации не называют пуринорецепторами, поскольку на некоторые P2-рецепторы действуют и пиримидиновые нуклеотиды). Синоним – *пуринергические рецепторы*.

\*Существование их было обосновано в 1972 г. профессором Мельбурнского университета Джеффри Бернстоком.

**Пурины.** От лат. *purus* – *чистый*. Органические азотсодержащие вещества (азотистые основания\*, такие как *аденозин, гуанозин, ксантин* и *гипоксантин*), входящие в состав нуклеиновых кислот в виде нуклеотидов. Пуриновые нуклеотиды служат не только мономерами для синтеза нуклеиновых кислот, но и являются компонентами ряда ферментов, таких как ФАД, НАД и НАДФ, а также играют роль вторичных внутриклеточных посредников (мессенджеров). К последним относятся циклические нуклеотиды цАМФ и цГМФ. Наконец, к пуриновым производным относятся конечные продукты пуринового обмена веществ, например, *мочевая кислота* у животных, избыточное накопление которой в тканях и суставах у человека приводит к *подагре* (мочекислотному диатезу) и *кофеин* и *теобромин* у растений.

\*Интересно отметить, что азотистые основания (пурины и пиримидины) обнаружены в метеоритах, возраст которых больше 4,5 млрд. лет (т. е. больше возраста Земли).

**Пуркине клетки\***. Крупные нейроны коры мозжечка, аксоны которых выходят за её пределы. Наиболее чувствительные к ишемии нейроны, при клинической смерти повреждаются первыми.

\*По имени чешского естествоиспытателя Яна Эвангелиста Пуркине (1787–1869).

**Пурамицин**. От названия азотистых оснований *пурины* и греч. *mykes* – *гриб*. Антибиотик, подавляющий биосинтез белка на всех типах рибосом (прокариотических и эукариотических). Представляет собой структурный аналог 3'-концевого участка тирозил-тРНК. Поэтому, имитируя аминоксил-тРНК, препятствует образованию пептидной цепи, в результате чего происходит освобождение незавершённых цепей с присоединённой молекулой пурамицина (преждевременная терминация элонгации – освобождение полипептидных цепей до их окончательного образования на рибосомах). Другими словами, пурамицин, конкурируя с молекулами аминоксил-тРНК за акцепторный участок на рибосоме (участок связывания А), включается в С-концевое положение растущей полипептидной цепи. Действие пурамицина частично обратимо под влиянием гормонов щитовидной железы.

**Пурпура**. От лат. *purpura*\* < греч. *porphyreos* – *тёмно-красный цвет с фиолетовым оттенком*. Мелкие, точечные кровоизлияния в коже и слизистых оболочках (см. **Петехии**).

\*Слово “*purpura*” означает название природного красителя красновато-фиолетового (багряного, червлёного) цвета (античной драгоценной краски под названием “тирский пурпур”), содержащегося в пурпурных железах *пурпурных морских улиток* – брюхоногих моллюсков семейства иглянок.

**Пурпура тромбоцитопеническая**. От лат. *purpura* < греч. *porphyreos* – *тёмно-красный цвет с фиолетовым оттенком*. Редкое заболевание человека, характеризующееся снижением уровня тромбоцитов (*тромбоцитопения*) и уменьшением продолжительности жизни эритроцитов. Клинически проявляется многочисленными мелкими кровоизлияниями в слизистые оболочки и кожу (петехиями), отсюда заболевание и получило своё название. Синонимы – *болезнь Верльгофа* (по имени немецкого врача, описавшего её в 1735 г.); *геморрагический диатез*, обусловленный тромбоцитопенией; в просторечии – “пятнистая болезнь”.

**Пурпурные бактерии\***. От лат. *purpura* < греч. *porphyreos* – *красновато-фиолетовая краска* (порфирин). Аноксигенные\*\* фототрофные окрашенные бактерии, содержащие пигмент *бактериопурпурин* и осуществляющие фотосинтез (ассимиляцию CO<sub>2</sub>) без выделения кислорода. Подразделяются на два типа\*\* – серные, осуществляющие литотрофный метаболизм (как бесцветные серные

бактерии) и выделяющие серу, и несерные – для которых, помимо литотрофии характерен также органотрофный метаболизм (выделяют окисленное органическое вещество).

\*Термин “пурпурные бактерии” впервые предложил датский ботаник Эугениус (Евгений) Варминг (1841–1924).

\*\**Аноксигенность* – буквально, неспособность порождать кислород.

\*\*\*Подразделение провёл в 1919 г. немецкий ботаник Йоханнес Будер (1884–1966).

**Пустула.** От лат. *pustula* – *пузырёк, прыщ*. Мелкий кожный пузырьёк (гнойник), содержащий гнойную жидкость.

**Пустулёзный.** От лат. *pustulosus* – *пузырчатый, гнойничковый*. Гнойничковый. Например, пустулёзные высыпания.

**Путресцин.** От лат. *putresco* – *гнить* (*putrescibilis* – *подверженный гниению, тлению*). Биогенный амин – 1,4-диаминобутан. Продукт декарбоксилирования орнитина (продукт бактериального гниения в толстом отделе кишечника). Является мономером полиаминов *спермина* и *спермидина* при их синтезе в тканях млекопитающих.

**Пуфирование.** От фр. *rouf* – *нечто вздутое*. Процесс возникновения пуфов, связанный с активацией синтеза РНК в определённых локусах политенных хромосом. Показано, что характер пуффирования различен на разных стадиях развития личинок двукрылых. Синоним – *пуффинг*.

**Пуфы (пуффы)\*.** От фр. *rouf* (англ. *puff*) – *нечто вздутое, табуретка с округлым мягким сиденьем*. Временные образования в виде вздутий на политенных хромосомах у двукрылых насекомых. Возникают на месте некоторых дисков (одного или нескольких соседних) за счёт их деконденсации и разрыхления, и представляют собой места активной транскрипции – синтеза РНК (иначе, пуфы – это экспрессирующиеся участки хромосом) (см. **Гигантские хромосомы**). Пуф – это место активной транскрипции (экспрессирующийся участок, или локус политенной хромосомы)\*\*. Для определённых стадий развития личинок двукрылых насекомых характерна своя последовательность образования пуфов в различных локусах гигантских хромосом (см. также **Кольца Бальбиани**). Так показано, что гормон линьки насекомых *экдизон* вызывает активацию специфических пуфов, что и приводит к линьке. Введение экдизона на другой стадии развития (т. е. несвоевременное введение) вызывает появление тех же, но уже не уместных, пуфов.

\*Название *пуфы* для вздутий на политенных хромосомах дрозофилы предложил в 1935 г. американский генетик К. Бриджес.

\*\*Показано, что даже в изолированных хромосомах в среде с мечеными предшественниками РНК происходит включение “метки”.

**Пьезолиты.** От греч. *piezo* – *давление* и *lithos* – *камень*. Химические стабилизаторы фолдинга белка (правильной третичной структуры белка), обнаруженные у глубоководных (хадальных) амфипод (см. **Амфиподы**). Пока идентифицирован только *сциллоинозитол*. Показано также, что при увеличением давления воды в клетках тела рыб возрастает содержание

окисленного триметилмина\*\*, который поддерживает в крови у рыб осмотическое давление, препятствуя поступлению воды в клетки на больших глубинах (но только до 7 тыс. м.).

\*Соединение, придающее гниющей рыбе зловонный запах.

**Пэтчи.** От англ. patch – *заплата, клочок, лоскут, пятно*. Форма распределения рецепторов на некоторых участках поверхности клетки (или органеллы) в виде отдельных скоплений (агрегатов или бляшек), а не хаотично. Пэтчи могут латерально мигрировать в мембране, концентрируясь на одном из полюсов клетки, приводя к образованию *шапочки* или *колпачка* (cap). Часто причиной образования рецепторных пэтчей служит связывание с клеткой мультивалентного лиганда, например, четырёхвалентного *конканавалина* с Т-лимфоцитами. Поэтому пэтчи можно наблюдать с помощью лектинов, меченных флуорохромом, которые, перемещаясь вдоль плазматической мембраны, собираются в мелкие пятна (сгустки), а затем эти пятна собираются в одну зону – колпачок. Отличительной особенностью пэтчей является неспособность отдельных молекул рецепторов двигаться относительно друг друга. Подобные плотные агрегаты образуют, например, ацетилхолиновые рецепторы, локализованные в постсинаптической плазматической мембране нейрона или другой эффекторной клетки в области синапсов. Пэтчи способны интернализироваться, что регулирует количество рецепторов на поверхности клетки. Иммуноглобулины на поверхности В-лимфоцитов также распределяются в виде пэтчей, часть которых интернализуется, благодаря чему регулируется количество антител. Синоним – “заплатки”.

**Пыльца (pollen).** От лат. pollen – *мука самого мелкого размола*. Мужские микроспоридии растений, переносимые ветром или насекомыми в процессе опыления. У некоторых людей, склонных к аллергии, пыльца различных растений вызывает *поллиноз* (сенную лихорадку) (см. **Аллергия, Поллиноз**).

**Пятнистая лихорадка Скалистых гор\*.** Фатальный без лечения риккетсиоз, вызываемый *Rickettsia rickettsii*, для которого характерны неспецифические симптомы, такие как высокая температура, головная боль, миалгия и заторможенность сознания. Сыпь в виде петехиальных пятен первоначально появляется на кистях и стопах, а затем и на туловище. Нередко на фоне васкулита развивается ДВС-синдром и отёк мозга (см. **Петехии, Риккетсии**).

\*Название дано от местности на западе США, где заболевание впервые было выявлено, но оно чаще встречается на Восточном побережье США, где обитает распространитель риккетсий собачий клещ *Dermacentor variabilis*. Клещи заражаются от поколения к поколению *трансовариально*.

*Если мы что-то и знаем хорошо, то всё  
равно назвать “истинным знанием” не вправе.*

## Р

“Творчество – это прорыв в высшие миры”.

Н. А. Бердяев

**Рабберы.** От англ. rubber – *резина*. Резиновые скребки (наконечники) – приспособления для механической сборки клеток с субстрата (поверхности культурального сосуда). Надеваются на кончик стеклянной палочки с образованием мягкой поверхности.

**Рабда.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска*. Палочковидная спикула у губок.

**Рабдиты.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска* и eidos – *сходство, вид*. Внутриклеточные образования в виде преломляющих свет палочек (палочковидные структуры), характерные для рабдитных железистых эпителиальных клеток турбеллярий\*. При раздражении рабдиты выбрасываются наружу и, взаимодействуя с водой, быстро ослизняются, образуя защитный слизевой слой.

\*Класс плоских ресничных червей (*Turbellaria*).

**Рабдовирусы.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска* и virus. Семейство вирусов *Rhabdoviridae*, включающее роды *Lyssavirus*\* (вирус бешенства и сходные с ним вирусы), *Vesiculovirus* (вирус везикулярного стоматита и сходные с ним вирусы), паразитирующих на млекопитающих, птицах, рыбах, насекомых, а также группу рабдовирусов растений. Вирионы имеют пулевидную, а вирусы растений – бациллоподобную форму, размером 50–95 × 130–380 нм. Спиральный нуклеокапсид образует совершенный цилиндр, а геном образован одной негативной одноцепочечной молекулой РНК с М.м. (3,5–4,6) × 10<sup>6</sup> Da, кодирующей 4–5 главных вирусных белков, включая транскриптазу. Репликация происходит в цитоплазме, а освобождение путём отпочковывания вирусных частиц от плазматической мембраны клеток-хозяев (вирус везикулярного стоматита) или эндоплазматических мембран с последующим экзоцитозом (вирус бешенства).

\*От англ. lyssa – *бешенство* (устарев.). Интересно отметить, что иммунная система человека по каким-то причинам вирус бешенства “не видит”. Если клинические симптомы бешенства уже проявились (в частности, водобоязнь, вызванная спазмом глотательных мышц), то человек обречён. Все теплокровные животные, к сожалению, могут быть носителями вируса бешенства. В настоящее время у животных симптоматика бешенства сильно сглажена.

**Рабдоид.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска* и eidos – *сходство, вид*. Протоплазматический стержневой выступ.

**Рабдолит.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска* и lithos – *камень*. Известковый щиток, состоящий из мелких (известковых) пластинок у *кокколитофорид* (порядок золотистых водорослей), форма которых специфична для разных видов.

**Рабдом.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска* и om (om) – *совокупность*. Микроструктура, расположенная в центре омматидия, представляющая собой совокупность *рабдомеров* – светочувствительных (фоторецепторных) элементов зрительных клеток у беспозвоночных (см. **Рабдомеры, Омматидий**). Синоним – *зрительная палочка*.

**Рабдомерические клетки.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска* и meros – *часть*. Светочувствительные клетки – зрительные палочки, обеспечивающие зрительное восприятие. *Рабдомерические клетки* (рабдомерические фоторецепторы, или детекторы фотонов) входят в состав сетчатки глаза беспозвоночных животных (сетчатки сложных (фасеточных) глаз членистоногих и сетчатки “правильных” глаз моллюсков\*). Показано, что и в сетчатке глаза человека, кроме цилиарных клеток, присутствуют потомки рабдомерических клеток, которые в процессе эволюции превратились в афферентные нейроны, передающие зрительные сигналы от сетчатки в мозг (см. **Цилиарные клетки**).

\*Наши глаза не совсем правильные, так как их конструкция далеко не рациональная с инженерных позиций, поскольку имеют в буквальном смысле вывернутую наизнанку сетчатку, устроенную так, что свет к фоторецепторам должен проходить через всю её толщу (нервные волокна и тела биполярных нейронов), включая ещё и сосудистую оболочку, что снижает качество изображения. Кроме того, нервные волокна, проходящие сквозь сетчатку и формирующие за сетчаткой зрительный нерв, образуют *слепое пятно*.

**Рабдомеры.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска* и meros – *часть*. Светочувствительные (рецепторные) элементы зрительных клеток у беспозвоночных (насекомых), представленные системой множества микротрубочек (микровилл)  $\varnothing \sim 500$  нм (75–100 тысяч/клетку)\*, в стенках которых находится зрительный пигмент родопсин. Рабдомеры отдельных светочувствительных клеток обращены в центр омматидия и формируют рабдом.

\*Такая структура обладает большой площадью поверхности, на которой сосредоточены миллионы молекул родопсина.

**Рабдомиосаркома.** От греч. rhabdos – *палочка, полоска*, myos (mys) – *мышца* и sarcoma, где sarkos (sarx) – *мясо* и oma – *вздутие, опухоль*. Злокачественная опухоль поперечно-полосатых (произвольных скелетных) мышц.

**Радикула.** От лат. radicula – *корешок*. Термин используется для обозначения корешка, формирующегося из базальных частей эмбриона в процессе прорастания семени. При прорастании семени из его оболочки, прежде всего, прорывается корешок с чехликом, и только затем надземные части.

**Радиоавтография.** От лат. radiare – *излучать*, греч. autos – *сам* и grapho – *пишу*. Метод количественного изучения внутриклеточных метаболических процессов без нарушения целостности тканей, клеток и внутриклеточных структур. Основан на введении в исследуемый объект

(клетку) метаболита, содержащего радиоактивную изотопную “метку”\*, и выявлении места его включения с помощью радиочувствительных фотоэмульсий. Разработка метода радиоавтографии оказала неоценимые услуги клеточной биологии, поскольку позволила проследить многие внутриклеточные процессы, как в пространстве, так и во времени, совместив в себе принципы морфологического и биохимического анализов.

\*Например, для изучения синтеза ДНК используется меченый тритием ( $^3\text{H}$ ) или углеродом ( $^{14}\text{C}$ ) тимидин, а синтез РНК – меченый уридин. Следует отметить, что использовать меченые атомы для изучения “воспроизводства” хромосом впервые предложил В. И. Вернадский (1863–1945), опередив на 15 лет область науки, в которой он не был специалистом.

**Радула.** От лат *radula* – *скребок*. Своеобразная тёрка, представляющая собой гибкую хитиноидную пластинку, несущую зубчики (иногда до 500 штук), и лежащую на поверхности языка в глотке у хитонов, улиток и некоторых других брюхоногих моллюсков, а также у кальмаров. У головоногих моллюсков в дополнение имеются ещё и челюсти в виде рогового клюва. Радула служит для соскрёбывания частиц пищи с твердой поверхности (например, водорослей с камней). У хитонов радула состоит из магнетита (сложных окислов железа) и солей других металлов. По твёрдости не уступает стали, откуда получила название “железные зубы”. Радула действует подобно абразивной конвейерной ленте с заменяющимися зубчиками (см. **Одонтофор**).

**Развитие.** В общем смысле – это процесс постепенного совершенствования живых существ, направленный от простых организмов к более сложным, от низших форм организации жизни к высшим. Различают развитие *филогенетическое*, протекающее в процессе эволюции в течение геологических эпох, и развитие *онтогенетическое* (индивидуальное) – развитие организма, протекающее от момента его зарождения до смерти. В этом случае термин развитие предполагает эпигеномную диверсификацию клеток у многоклеточных организмов (иначе, дифференцировку клеток, которая прогрессирует от зиготы и эмбриональных стволовых клеток к более коммитированным клеткам). За индивидуальное развитие организма, его морфогенез и, так называемый анатомический паттерн, отвечают не более 10 % всех генов, к тому же, отличающихся обескураживающей консервативностью. В результате белки, участвующие в формировании тела, удивительно сходны, или даже идентичны, у самых разных видов животных. Несоответствие между анатомическими особенностями и белками, участвующими в морфогенезе, определяется особенностями *генетических переключателей* (см. **Генетические переключатели, Эпигенетика**).

**Раздражение.** Любое воздействие, вызывающее функциональную или трофическую реакцию в рецепторе или в целом в возбудимой ткани.

**Райзинг.** От англ. rising – *повышение, поднятие*. Мера компактизации ДНК в пространстве. Число свехвитков в ДНК. Обозначается буквой W.

**Рак.** Слово восходит к лат. erke (орк), литов. ёрке – *впивающийся*. Рак\* – общий термин, использующийся в качестве собирательного названия ряда заболеваний, в основе которых лежит неконтролируемая (аномальная) пролиферация клеток с *нестабильным* геномом и изменённым метаболизмом. В более узком смысле рак – это злокачественная опухоль, возникающая из клеток эпителия. Рак не одна болезнь, а несколько сотен заболеваний (по меньшей мере, свыше 200 различных форм, поражающих различные типы клеток и тканей – всё зависит от критериев классификации). Для простоты классификации обычно выделяют три основных класса опухолей – *карциномы, саркомы* и *гематологические формы* рака. В зависимости от морфологических особенностей различают также несколько форм\*\* рака: *плоскоклеточный, аденокарцинома, скирр* и др. Синонимическое название рака *канцер* прижилось ещё со времён древнеримского врача Галена и отражает форму роста опухоли, напоминающей своим видом краба\*\*\* (см. **Канкрофилия**). Большинство всех злокачественных образований у человека – различные формы рака (~80 % всех злокачественных опухолей имеют эпителиальное происхождение). В некоторых странах к ним относят также саркомы, гемобласты, глиальные, костные и др. опухоли, хотя это и не совсем верно. В настоящее время уже говорят об эпидемиологии рака, поскольку с 1900 по 2012 гг. заболеваемость раком возросла в 11 раз (с 3 до 33 %). Из этих данных следует простой вывод, что рак – это расплата за прогресс.

Опухоль возникает вследствие нарушения процессов регуляции деления клеток, которые “ускользают: от регуляторных влияний организма, не формируют нормальную структуру ткани, инфильтрируют (от лат. in – *внутри* и filtratus – *процеженный, просочившийся*) соседние нормальные ткани (внедряются в них – процесс *инвазии*), а также приобретают способность к метастазированию (см. **Метастазы**). Существуют и неинвазивные форма рака (“рак на месте” или “*in situ*”). Процесс образования опухоли (*онкогенез*), как правило, очень длительный и включает в себя этапы инициации, промоции, прогрессии и метастазирования. Рак относят к генетическим патологиям, в основе которых лежат геномные перестройки, от точковых мутаций до выраженной анеуплоидии. Для рака характерна так называемая “геномная неустойчивость”, затрагивающая гены, ассоциированные с опухолями, к которым относятся онкогены, антионкогены (гены супрессоры-опухолей), гены репарации ДНК и ряд других регуляторных генов (циклины, протеинкиназы, протеинфосфатазы и гены внутриклеточных сигнальных молекул) (см. **Онкогены, Антионкогены, Гены опухолевые супрессоры (TSG)**). Ясно, что процесс онкогенеза почти всегда имеет полигенную основу, а для объяснения механизмов развития опухолей часто используется понятие *ассоциированные гены*.

Связано это с тем, что во многих случаях до конца ещё неясно существует ли прямая причастность этих генов к процессу трансформации (перерождения) клеток. Можно назвать, по меньшей мере, четыре причины возникновения опухолей: генные мутации и перестройки генома вкупе с эпигенетическими изменениями, воздействие канцерогенов, физиологический стресс и онкогенные вирусы. Наконец, становится всё более ясной связь между хроническими воспалительными процессами в организме и раком (по крайней мере, это показано для рака прямой кишки, желудка и молочной железы). Формируется также представление о том, что рак – это иммунодефицитное состояние организма, при котором иммунная система оказывается неспособной элиминировать постоянно возникающие опухолевые клетки. К сожалению, каждая опухоль у каждого конкретного больного человека отличается выраженной гетерогенностью по своему клеточному составу и имеет своё специфическое “генетическое лицо”. Сам опухолевый процесс образно можно назвать, и этому есть резон, “беременностью” соматических клеток (см. **Эмбрионизация**). Интересно также отметить, что высокий рост человека (как мужчин, так и женщин) – один из важных факторов риска для многих видов рака.

*Кажется, что рак – это один из самых неотвратимых способов убийства, придуманных Природой, и всё же она просчиталась, создав учёных. Следует также подчеркнуть, что для опухолевого роста нет строгого предопределения.*

\*Очень распространённое, хотя и неверное название, объединяющее разные типы опухолей.

\*\*В названиях различных форм рака часто отражаются следующие особенности: 1. Принадлежность опухоли к тому или иному органу, например, рак желудка, рак яичников. 2. Вид эпителия, давшего опухоль, например, плоскоклеточный, железистый, базальноклеточный и т. д. 3. Степень зрелости клеток опухоли (дифференцированный или недифференцированный). 4. Скорость роста и эффективность иммунной системы (стабильный, агрессивный, регрессивный).

\*\*\*На самом деле характер роста злокачественной опухоли, по форме напоминающей клешни рака (краба), определяется расположением лимфатических путей, по которым она распространяется из первичного узла, а также расположением кровеносных сосудов, питающих опухоль, что и было отмечено ещё Галеном.

**“Рак двоих” (“Cancer a deux”).** Опухоли, возникающие примерно в одно и то же время сразу у двоих людей, живущих совместно. Синоним – *семейный рак\**.

\*Семейной формой рака называют также наследственный рак, с высокой частотой возникающий у представителей разных поколений одной семьи. Считается, что наследственный рак желудка был, например, у Наполеона.

**Рак *in situ*.** (**Carcinoma *in situ***). Опухоль, возникающая на определённом месте (*in situ*) и не распространяющаяся на соседние

ткани. В отечественной онкологии под раком *in situ* подразумевают наличие комплексов патологических изменений клеток (полиморфизм, атипия), активно пролиферирующих, но не распространяющихся за пределы своего слоя в ткани, т. е. рак *in situ* не обладает инвазивным ростом.

**Рак Кангрии.** Рак кожи бёдер и эпителиома брюшной стенки (нижней части живота), встречавшийся только среди жителей долины Кашмира (Индия), у которых было принято согреться зимой с помощью ношения под одеждой глиняного горшка, наполненного горящими углями.

**Ракария.** Гельминт, обитающий в кишечнике цапель. Его цисты обладают *тератогенным* влиянием на развитие суставов и конечностей у лягушек (конечностей может быть больше или они могут совсем отсутствовать). Такие изуродованные лягушки становятся лёгкой добычей. Полный цикл развития гельминта очень сложен: взрослый червь в кишечнике цапель откладывает яйца, из которых в теле водных улиток развивается личинка 1, затем в теле головастика лягушки развивается личинка 2, которая приводит к возникновению обездвиженной взрослой лягушки.

**Рамка считывания.** Нуклеотидная последовательность, начинающаяся с иницирующего кодона (AUG) и делящая последующие нуклеотиды на триплеты, кодирующие аминокислоты, и заканчивающаяся терминирующим кодоном (стоп-кодоном – UAA, UAG или UGA). Другими словами, *рамка считывания* – это триплет, последовательно прочитываемый при трансляции.

**Рамка считывания закрытая.** Нуклеотидная последовательность, содержащая преждевременно расположенные терминирующие кодоны, не позволяющие мРНК транслироваться в полноценный белок.

**Рамка считывания открытая.** Интервал между стартовым кодоном (AUG) и любым стоп-кодоном (UAA\*, UAG или UGA) называется “открытой рамкой считывания” (ORF – *open rehearsal\*\* frame*). Другими словами, последовательность нуклеотидов в ДНК или РНК, способная кодировать белок. Сдвиг рамки считывания инициируется мутациями (например, делецией или инсерцией одного нуклеотида). При этом последовательность новой рамки считывания полностью отличается от первоначальной. При сдвиге на одну или две буквы чтение текста триплетами теряет смысл. Примером может служить следующий простой текст: “*Был мил ваш бал нам, наш дух рад вам*”, который после выпадения первой буквы *м*, становится бессмысленным: “*Был илв ашб алн амн ашд ухр адв ам*”. Сдвиг на три буквы (триплет) укорачивает текст, но смысл его при этом сохраняется.

\*Основной терминирующий триплет (кодон, который, как правило, оказывается первым). Всед за ним в той же самой рамке считывания идут на близком расстоянии дополнительные (“запасные”) терминирующие кодоны UAG или UGA.

\*\*Английское слово rehearsal может означать “перечисление”, “повторение”, “считка”.

**Рамфотека.** От греч. rhamphos – *клюв* и theke – *вместилище, кладовая*. Роговой (кератиновый) чехол, покрывающий клюв птиц (надклювье и подклювье). У птиц, не имеющих восковицы надклювья, проксимальный отдел рамфотеки надклювья переходит в кожный покров лобной части черепа.

**Ранние гены.** Иначе, гены раннего пролиферативного ответа, или самые ранние гены (“*immediate early genes*”), экспрессия которых относится к ранним событиям стимулированного митогенеза. Включают в себя обширное семейство генов, в которое входят некоторые протоонкогены (c-fos, c-jun, c-myc), а также и другие гены. Иногда их объединяют под общим названием – “гены компетентности”.

**Рапамицин\*.** Противогрибковое бактериальное вещество\*\* (метаболит, обладающий фунгицидным действием). Относится к макроциклическим лактонам. Первоначально *рапамицин* предполагали использовать для борьбы с дрожжевыми инфекциями, но затем в опытах на культурах клеток млекопитающих было обнаружено, что он обладает способностью ингибировать пролиферацию иммунокомпетентных клеток, способствуя приживлению трансплантатов, а также подавлять рост злокачественных опухолей. Но главное, на разных биологических объектах продемонстрирована способность *рапамицина* увеличивать максимально возможную для данного вида продолжительность жизни, что сразу сделало его предметом пристального интереса геронтологов. Исследование механизма действия рапамицина показало, что он, связываясь с белком FKBP12, ингибирует активность серин-треониновой протеинкиназы, которую называли “*мишенью рапамицина*”, или белком TOR (у млекопитающих mTOR)\*\*\*. TOR-киназы эукариотов относятся к семейству фосфатидилинозитолкиназ PI3K. Их C-конец похож на каталитическую область фосфатидилинозитол-3-киназы (PI3K), а N-конец связывает комплекс FKBP12-рапамицин (см. **Белок TOR**). Рапамицин используется в качестве иммуносупрессанта в трансплантологии, а также для подавления образования противолечарственных антител (ADA – *antidrug antibodies*) (см. **Антагонистические антитела**). Обладает также способностью стимулировать аутофагию, способствующую выживанию клеток в условиях голодания и недостатка кислорода (вспомните роль низкокалорийной диеты в увеличении продолжительности жизни у мышей и дрозофил) (см. **Аутофагия**). Синонимы – *сиролимус* (Рапамун).

\*Термин образован от названия острова Пасхи, которое на местном наречии звучит как Рапа-Нуи, что означает “Большая скала” и греч. тукес (тукос) – *гриб*. Интересно отметить, что коренные жители острова Пасхи (относится к Чили) называются рапануйцами.

\*\*Выделено в 1972 г. из бактерий *Streptomyces hygroscopicus*, обнаруженных в почве, привезённой с острова Пасхи экспедицией под

руководством профессора Университета Макгилла (Новая Шотландия, Канада) Стенли Скорина (Stenley Skorina) в 1964 г.

\*\*\*Аббревиатура от англ. “Target outer rapamycin” – *внешняя мишень рапамицина*. TOR играет ключевую роль в регуляции клеточного роста, а также в энергетическом метаболизме клетки.

**Рапидосомы.** От фр. rapide – *быстрый* и греч. soma – *тело*. Внутриклеточные белковые включения у некоторых прокариот (см. **Бактериоцины**). Рапидосомы встречаются у *Saprospira grandis* и *Aquaspirillum itersonii*.

**Рассеянный склероз (РС)\*.** Хроническое нейродегенеративное заболевание, сопровождающееся *персистирующими* (длительно сохраняющимися) воспалительными процессами в ЦНС и приводящее к потере аксонами *миелина* (демиелинизация аксонов или повреждение миелиновой оболочки мягкотных волокон нервов). При РС иммунокомпетентные клетки мозга – *микроглия* разрушают миелиновую оболочку нервов (“съедают” *белое вещество* мозга), поэтому РС считается аутоиммунным заболеванием\*\* (см. **Микроглия**). Заболевание начинается в возрасте 15–40 лет и сопровождается самыми разнообразными симптомами: мышечной и умственной усталостью, ухудшением краткосрочной памяти, снижением интеллекта и, наконец, полной обездвиженностью\*\*\*. У пациентов, страдающих РС, обнаруживают низкий уровень мочевой кислоты, витамина D, повышение содержания иммуноглобулинов класса IgG и повышенные титры маркёров воспалительного и аутоиммунного процессов. Показано также, что у лиц североευропейской популяции с высоким риском развития РС чаще встречаются определённые аллели системы HLA, особенно гаплотипы DR2 и DW2. В экспериментах на мышах установлено, что *пролактин* стимулирует образование миелина через стимуляцию образования новых олигодендроцитных клеток (нервных клеток, которые производят миелин) (см. **Пролактин**). Синонимы – *sclerosis multiplex, sclerosis disseminatum*.

\*Не имеет отношение к сосудистому склерозу (греч. слово skleros означает *твёрдый, рубец*), а слово “рассеянный” соответствует слову “множественный”, поскольку заболевание при патологоанатомическом исследовании описывается наличием разбросанных по всей ЦНС очагов замены нормальной нервной ткани на соединительную ткань, представленную в виде так называемых бляшек (plaque) – очагов разрушения миелина. Когда-то рассеянный склероз называли “медленной смертью”; собственно и сейчас такое название вполне уместно.

\*\*Обнаружено, что при рассеянном склерозе именно клетки микроглии, генерируя активные формы кислорода, разрушают миелиновую оболочку нервов. Их иммунная атака приводит также к нарушению *гематоэнцефалического барьера*. (Поэтому в настоящее время рассеянный склероз начали рассматривать как заболевание гематоэнцефалического барьера!) В экспериментах на мышах показано,

что пусковым фактором патологического процесса является проникновение из плазмы крови (просачивание из кровеносных сосудов) в ЦНС белка фибриногена. Российскими учёными из Института биоорганической химии им. М. М. Шемякина и Ю. А. Овчинникова обнаружено также, что у больных присутствуют каталитические антитела против белков миелина. Делаются попытки лечения заболевания путём “замены” иммунной системы на “новую”, восстановленную с помощью здоровых гемопоэтических стволовых клеток. Уже описаны случаи успешной реализации такого подхода в терапии заболевания.

В октябре 2018 г. в онлайн-издании *Science Translational Medicine* были опубликованы результаты исследований швейцарских учёных, которые обнаружили, что на фрагменты (пептиды), входящие в состав фермента *синтазы гуанозиндифосфат-L-фукозы*, активно реагируют Т-клетки, полученные от 12 пациентов из обследованной группы, состоящей из 31 пациента с диагностированным рассеянным склерозом. Был сделан вывод, что фермент *синтаза гуанозиндифосфат-L-фукозы* может быть спусковым *аутоантигеном*, приводящим к развитию РС (см. **Аутоантигены**).

\*\*\*А также изнурительными мышечными болями, онемением и проблемами со зрением.

**“Расширенная ДНК”**. Новое понятие из области *синтетической биологии* (см. **Синтетическая биология (СБ)**), отражающее появление искусственно созданных молекул ДНК, содержащих не существующие в природе пары оснований (ДНК, содержащая искусственные “буквы”). Новые основания химически чужие для ДНК (не имеют химического сходства с существующими природными основаниями), однако подобраны по совместимости с ферментами так, что почти не мешают молекуле ДНК воспроизводиться и транскрибироваться в присутствии пула искусственных блоков. На основе такой “расширенной ДНК” была создана плазида, реплицирующаяся в клетках штамма *E. coli*, несущего ген диатомовой водоросли, кодирующий белок, облегчающий проникновение простых молекул через бактериальную плазматическую мембрану.

**Расы**. От фр. (англ.) *race* < итал. *razza* – *род, племя, порода* (возможно также, что слово произошло от араб. *ras* – *голова, начало, корень*). 1. Условные подразделения внутри вида *Homo sapiens*, представленного современным человечеством, отличающиеся друг от друга по различным морфологическим признакам (цвету кожи, глаз и волос, чертам лица и форме черепа, пропорциям и размерам тела). К. Линней выделял четыре подвида – *Homo europaeus*, *Homo afer*, *Homo asiaticus* и *Homo americanus*. В настоящее время обычно выделяют три *большие* расы: *европеоидную*, *монголоидную* и *негроидную* (где греч. корень *eidos* – *похожий*). Геномные исследования предполагают существование австрало-меланезийской расы. По различным признакам европеоиды занимают срединное положение между негроидной и монголоидной расами. Термин *раса* несёт биологическую нагрузку

и расы различаются своими генофондами\* (при этом очень часто различаются лишь частоты аллелей отдельных генов, а не их разнообразие). Если классификация включает языковые, исторические и культурные аспекты, то говорят об *этнических группах*. Геномные исследования показывают, что гены “первородные” расовой принадлежности. Каждый из нас является генетическим носителем истории всего человеческого рода. Расы отличаются друг от друга в основном эпигенетическими механизмами (см. также **Митохондрии**).

2. Внутривидовые группировки, характеризующие групповой изменчивостью. Подразделяются на: а). Расы географические, или подвиды. Позволяют виду осваивать большую область распространения. б). Расы экологические, позволяющие виду осваивать более разнообразные местообитания в пределах ареала. в). Расы сезонные. Отличаются приспособлением к освоению одного и того же биотопа в разные сезоны (например, расы гольцов *Salvelinus* в альпийских озёрах, нерестирующие весной или осенью).

3. Термин “раса” (gens\*\*) также используется для обозначения группы самок у кукушек, паразитирующих на хозяевах одного и того же вида..

\*См. **Генофонд, Дрейф генов**.

\*\*От лат. gens (gentis) – *род, потомок, клан потомков по мужской линии*. Отсюда ясно термин выбран не очень удачно.

**Рафанобрассика**. От лат. rapanus – *редька* и brassica – *капуста*. Генетический гибрид, растительная химера\*. Название буквально, означает *капусторедька*.

\*Создателем этого растительного “тянитолкая”, не известного в природе, был советский генетик Георгий Дмитриевич Карпетченко.

**Рафлы (раффлы)**. От англ. ruffle – *рябь, оборки, складки*. Первоначальный этап неспецифического пиноцитоза (а также и фагоцитоза), сопровождающийся образованием на поверхности клетки выростов в виде складок, или “оборок” которые как бы захлёстываются, отделяя небольшие объёмы жидкости из внешней среды. Этот тип эндоцитоза характерен для фагоцитов и фибробластов.

**Рафты**. От англ. raft – *плот, паром*. Сфинголипид/холестериновые жидко-упорядоченные *микродомены* (кластеры) наружного монослоя плазматической мембраны, представляющие в виде своеобразных *плотов*, дрейфующих среди жидко-разупорядоченных фосфолипидов, образующих мембранное “море”. Липидные рафты с трудом растворяются неионными детергентами и обогащены полуинтегральными мембранными белками, имеющими липидные “якоря” (GPI, а также пальмитоильные или пальмитоильно/миристоильные группы) (см. **Кавеолы**).

**Рахис**. От греч. rhachis – *хребет*. 1. Ось сложного листа. 2. Ось сложного колоса. 3. Ось репродуктивного побега.

**Рахисшиз**. От греч. rhachis – *хребет* и schisis – *щель*. Расщелина позвоночника, приводящая к спинномозговым грыжам.

**Рахит.** От греч. rachis – *хребет*. Заболевание костной системы у детей (размягчение и искривление длинных трубчатых костей), развивающееся в следствие недостаточности в пище витамина D или недостаточного облучения кожи УФ-светом\*.

\*Вспомните рассказ русского писателя В. Г. Короленко (1853-1921) ”Дети подземелья”.

**Рацемазы.** От лат. racemus – *лоза, виноградная кисть, гроздь* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты-*изомеразы* (класс изомераз), катализирующие обратимое превращение стереоизомеров, например, аминокислот.

**Рацематы.** От лат. racemus – *лоза, виноградная кисть, гроздь*. Смеси, содержащие равные количества химических соединений, молекулы которых обладают асимметрией (например, правые и левые изомеры сахаров или аминокислот, называемые также *энантиомерами*) (см. **Энантиомерия**).

**Рацемозные соцветия.** От лат. racemosus – *обильно покрытый ягодами, гроздевидный*. Соцветия, у которых цветки сидят непосредственно на главной оси соцветия (простые соцветия) или прикреплены к разветвлениям главной оси соцветия (сложные моноподиальные соцветия). К таким соцветиям относятся колос, серёжка, кисть, початок, щиток, зонтик, головка и корзинка. Синонимы – *моноподиальный соцветия, неопределённые соцветия*.

**Реагины.** От лат. re – *заново, вновь* и agere – *действовать*. 1. Так называемые неполные антитела ( $\gamma$ -глобулины) из класса IgE. Участвуют в развитии аллергических реакций. 2. Реагинами также называются неспецифические антитела, индуцируемые антигенами *Treponema pallidum*, спирохеты, вызывающей сифилис Их также называют *сифилитическими реагинами* (представлены классами антител IgM и IgG).

**Реактив Шиффа\***. Клеточный краситель, в состав которого входит розовый краситель *парарозанилин* (три-(аминофенил)-метан гидрохлорид), использующийся для выявления клеточной ДНК, мукополисахаридов и белков.

\*Назван по имени немецкого химика Шиффа (H. Schiff, 1823–1915), работавшего во Флоренции.

**Реакции  $\beta$ -окисления.** Реакции, протекающие в пероксисомах и приводящие к расщеплению жирных кислот на два углеводородных фрагмента с образованием ацетил-кофермента А (CoA) (см. **Пероксисомы**).

**Реверсия вторичная.** От лат. reversio – *возврат*. Тип обратных мутаций, которые подавляют эффект первой мутации при возникновении второй мутации в другом месте гена. Синоним – *компенсаторная реверсия* (компенсаторная мутация) (см. **Супрессия**).

**Реверсия мутации.** От лат. reversio – *возврат*. Различают два вида мутационных реверсий: 1. *Истинная реверсия*, когда в ДНК происходит замена нуклеотида, приводящая к исправлению первоначального

повреждения (восстановлению исходного или дикого типа).  
2. *Компенсаторная реверсия*, приводящая в результате новой мутации к восстановлению функции белка (см. **Реверсия вторичная**).

В 2005 г. на арабидопсисе (*Arabidopsis thaliana*) был обнаружен новый механизм полной (истинной, точной) реверсии некоторых мутаций у гибридного потомства, в результате которой мутантная ДНК возвращалась с высокой частотой реверсии к домутантному состоянию, невозможной при истинных реверсиях. При этом восстановление исходного генотипа обеспечивается матричным механизмом, использующим в качестве матрицы для копирования присутствующую в клетке предковую (домутантную), или “резервную матрицу РНК”. Таким образом РНК может восстанавливать свою “родительскую” молекулу ДНК, исправляя в ней возникающие повреждения (см. **Реверсия спонтанная**).

**Реверсия спонтанная.** От лат. *reversio* – *возврат*. Феномен возвращения мутантной копии гена к нормальной (дикой) форме, когда происходит элиминация точковой мутации. Событие статистически маловероятное, однако, обнаруженное при получении гибридов некоторых мутантных растений, например, у *Arabidopsis thaliana* иногда происходит реверсия мутантного гена “*botbeat*”. Предполагается, что у родителей мутантного растения имеется резервная копия дикого гена (“резервная матрица”), представленная двухцепочечной РНК (а не ДНК), не востребуемая следующим поколением. Эта матрица синтезируется на комплементарной (противоположной) цепи гена. Реверсия также имеет место при некоторых наследственных заболеваниях человека.

**Ревертаза.** От лат. *reversio* (англ. *reverse*) – *обратный* (возврат), *поворот*. Фермент, синтезирующий ДНК на матрице РНК (копирует РНК-последовательность в ДНК-последовательность). Ревертаза открыта в 1970 г. американским учёным Говардом Тёмным\*, выделившим первые молекулы фермента из оболочки вируса саркомы Рауса (онкогенного вируса), который имеет следующую структуру генома: *gag-pol-env-src*-гены, где ген-*gag* кодирует синтез вирусных группоспецифических антигенов (структурных белков вирусной частицы), ген-*pol* – *обратную транскриптазу*, ген-*env* отвечает за синтез гликопротеидов вирусной оболочки (от англ. *envelope* – *обёртка, оболочка*) и, наконец, ген-*src* кодирует тирозиновую протеинкиназу, ответственную за трансформацию клеток. Такие РНК-содержащие вирусы теперь называются *ретровирусами*. Эти данные свидетельствовали о том, что генетическая информация в отдельных случаях может передаваться по схеме РНК → ДНК. В геноме человека присутствуют многочисленные участки ДНК, полученные по этой схеме. Кроме того, в геноме человека насчитываются сотни или даже тысячи копий гена ревертазы, который, по большому счёту, не нужен нашему организму, а нужен только особой группе “эндопаразитов” – *ретровирусам* и *ретротранспозонам* (см. **Обратная транскрипция**, “**Эгоистичная ДНК**”). Синонимы – *РНК-зависимая*

*ДНК-полимераза, обратная транскриптаза, реверсивная транскриптаза* (reverse transcriptase – RT).

\*За открытие ревертазы американским вирусологом Говарду Темину (H. M. Temin) и Дэйвиду Балтимору (D. Baltimore) в 1975 г. была присуждена Нобелевская премия по химии. Термин “ревертаза” был предложен советским биохимиком, академиком В. А. Энгельгардтом (1894–1984).

**Ревертанты.** От лат. *revertere* (*reverti*) – *приходить назад, возвращаться*. Организмы или отдельные клетки, у которых произошла реверсия мутации, в результате чего они вернулись к нормальному (дикому) фенотипу (см. **Реверсия мутации**).

**Регенектин.** От лат. *regeneratio* – *возрождение и лектин*. Лектиноподобный белок, образующийся вокруг мышечных клеток у нимфы американского таракана *Periplaneta americana*, экспрессирующийся на поздней стадии восстановительной регенерации после повреждения органов или частей тела (антенн, ног, глаз и т.п.). После окончания процесса регенерации (эпиморфоза) этот лектин исчезает из восстановленных органов. Предполагают, что он играет роль клеточно-специфического “цемента” в регенерирующих органах.

**Регенеративная терапия (медицина).** От лат. *regeneratio* – *возрождение*. Терапия, основанная на восстановлении повреждённых или утраченных органов и тканей с помощью применения различных типов стволовых клеток, включая аутологичные индуцированные плюрипотентные стволовые клетки, полученные из собственных соматических клеток пациента\*, или с помощью выращенных *in vitro* или *in situ* смоделированных тканей и органов, аналогичных естественным. Представляется как перспективный терапевтический подход, который удастся реализовать в ближайшем будущем. У отечественной регенеративной терапии уже имеются и определённые успехи, такие как создание многослойной кожи, идентичной коже человека, создание из аутологичных клеток хрящевой ткани и получение инсулин-продуцирующих клеток, клиническое применение которых может стать альтернативой инсулинотерапии.

\*Думается, что более перспективным направлением регенеративной медицины будущего могут быть исследования, направленные на изучение собственных специфических механизмов обновления клеток непосредственно в организме человека, “выключенные” или ослабленные (редуцированные) при участии неизвестных нам механизмов (см. **Регенерация**). Поиск способов естественного “включения” восстановительных клеточных процессов и должна заниматься регенеративная медицина.

**Регенерация.** От лат. *regeneratio* – *возрождение*. В общем смысле – способность организма восстанавливать утраченные части и органы, а также способность заменять утраченные клетки. Утрата может быть непрерывной, как результат “изнашивания”, и тогда она возмещается

путём *физиологической регенерации*, или утрата может быть периодической, а также случайной. Некоторые беспозвоночные способны к регенерации целого организма из небольшой части тела (морские звёзды могут не только восстановить утраченный луч, но и развиться в новую особь из единственного луча). Пауки-птицееды восстанавливают за несколько линек утраченные конечности. Показано, что на стадии нимфы у таракана *Periplaneta americana* могут регенерировать антенны, ноги, глаза и другие части тела после их ампутации (см. **Регенектин**). Выдающимися способностями к регенерации обладают офиуры, которым также свойственна *автотомия*. Классические примеры *регенерации*\* – обезглавленная планария регенерирует новую голову. У некоторых низших позвоночных возможна *репаративная регенерация* целых конечностей и других крупных частей тела. Так некоторые земноводные, такие как аксолотли и тритоны восстанавливают утраченные конечности, хвосты и даже глаза. Обеспечивается этот механизм наличием в различных участках тела животных тотипотентных стволовых клеток, способных к регенерации. У высших позвоночных (млекопитающих и птиц) способность к регенерации значительно редуцирована. Исключение составляет, быть может, только печень, которая способна восстанавливаться после частичной гепатэктомии, но не после хронических воспалительных процессов. В то же время получены особые линии мышей с высокой способностью к регенерации (см. также **Эпиморфическая регенерация, Бластема**). Считается, что процесс синтеза коллагена соединительной тканью у высших организмов “запечатывает” гены регенерации и она не включается.

\*Пресноводную гидру, немуртинку *Lineus* можно разрезать на сотни частей, каждая из которых способна регенерировать новый организм, а губку можно пропустить через сито, диспергировав на отдельные клетки, которые способны затем собраться вместе и восстановить полноценный организм. Ещё один потрясающий факт – ткани сердечной мышцы аквариумной рыбки-зебры регенерируют сами собой. Через 2 месяца после удаления у взрослой особи 20 % сердца оно полностью восстанавливает исходную массу и размеры. Сначала рана покрывается соединительной тканью, а затем начинается пролиферация мышечных клеток и рубец исчезает. Здесь почему-то мне вспомнилось высказывание королевы из сказки Льюиса Кэрролла “Алиса в стране чудес”: “Для того чтобы стоять на месте, нужно всё время бежать”. И, наконец, новорождённые опоссумы\*\* обладают уникальной способностью восстанавливать спинной мозг после повреждений, что делает их незаменимым объектом в исследованиях по регенерации нервной системы (см. также **Меланома, Плацента**).

\*\*Сумчатое американское млекопитающее. На языке виргинских индейцев слово “arasum” означает “белое животное”.

**Регулон.** От лат. *regulo* – *упорядочиваю* и греч. *ον (om)* – *множество*. Феноменологический термин, обозначающий совокупность

нескольких оперонов, контролируемых общим регуляторным белком. Следует отметить, что прокариотам свойственны объединённые метаболические сети и пути передачи сигналов (см. **Оперон**, **Модулон**, **Стилуон**).

**Регуляция снизу.** Буквальный перевод английского понятия *down regulation*, которое относится к процессу обновления (*рециклирования*) рецепторов на клеточной поверхности. В результате процесса *down regulation* на поверхности клеток снижается количество рецепторов данной специфичности, несмотря на то, что процесс рециркуляции остаётся неизменным. Этот процесс протекает особенно эффективно при концентрациях лиганда, достаточных для насыщения всех рецепторов определённого типа. Если удалить лиганд из среды, то через определённое время рецепторы снова займут своё место на клеточной поверхности. В то же время для некоторых рецепторов, связавших лиганды и поступивших в цитоплазму (интернализированных) в составе *эндосом* (*рецептосом*), слияние последних с лизосомами приводит к их полному разрушению. Восстановление числа поверхностных рецепторов в этом случае происходит только за счёт синтеза новых молекул рецепторов на рибосомах эндоплазматического ретикула. Такой тип регуляции свойственен, например, для рецепторов EGF (ЭФР). Другие рецепторы, освободившись в лизосомах от лигандов, полностью возвращаются на клеточную поверхность (полный *рециклинг*).

**Регургитация.** От лат. *regurgitatio* < *regurgito* – *течь в обратном направлении*\*. Поток в обратном направлении. 1. В патофизиологии, например, *регургитация* крови при недостаточности клапанов сердца. 2. В определённом смысле это слово может быть синонимично словам “срыгивание” (например, у младенцев) или “отрыжка” при некоторых заболеваниях желудка (см. **Рефлюкс**), а также срыгивание пищи с целью вскармливания потомству (у некоторых хищников млекопитающих, птиц, насекомых) (см. также **Трофаллакис**).

\*Регургитант – *следующий в обратном направлении*.

**Редактирование РНК.** От лат. *redactus* (*redactum*) < *redico* – *упорядочивать, проверять тщательно*. Последовательность аминокислотных остатков в белках может не соответствовать последовательности нуклеотидов в кодирующих их генах в результате изменения информации, происходящем на уровне РНК, после завершения процесса транскрипции; и обусловлено это не только сплайсингом. Изменения в белках могут быть связаны с открытым в 1986 г. процессом редактирования РНК\*. В результате редактирования происходит изменение последовательности нуклеотидов в РНК с помощью специальных коротких молекул РНК, что приводит к соответствующему изменению последовательности аминокислот в белке. В результате редактирования мРНК становится способной кодировать функциональный (полноценный) белок, в то время как неотредактированные молекулы РНК кодируют неполноценный белок. Следует отметить, что редактирование

РНК имеет большое значение для многих видов, включая человека, и может не только компенсировать некоторые вредные мутации, превращая их в псевдонейтральные (см. **Мутации нейтральные**), но и “переделывает” исходное послание, заложенное в ДНК. Так в результате редактирования одна и та же исходная РНК в разных тканях, например, в кишечнике и печени транслируется в разные белки\*\*. Таким образом, способность к изменению и развитию (включая эволюционное развитие) заложена не только в ДНК, которая меняется за счёт процессов рекомбинации и мутационных перестроек, но и может происходить целенаправленно в транскрибированных РНК. Благодаря редактированию РНК, клетка может внезапно поменять “старый” белок на “новый”, или, напротив, вернуть “древний” белок, что, скорее всего, скажется фенотипически. Этим “возвращением”, вроде бы утраченных функций, можно объяснить некоторые случаи эволюционной конвергенции (см. **Конвергенция, А-И-редактирование**).

\*Бенне с соавтор. в 1986 г. открыли явление редактирования РНК у трипаносом, у которых наблюдается систематическая модификация нуклеотидного состава уже синтезированной мРНК в *митохондриях* путём добавления или удаления уридина в определённых местах кодирующих областей (Benne R. et al., Major transcript of the frameshifted cox-II gene from trypanosome mitochondria contains four nucleotides that are not encoded in the DNA. *Cell*, 1986, 46 (6), p. 819–826).

\*\*Чаще всего различие обусловлено появлением терминирующих кодонов, в результате чего синтезируются разные по длине полипептиды.

**Редия\***. Второе партеногенетическое поколение у трематод, развивающееся в теле первого промежуточного хозяина (моллюска). Из редии через “родильную пору” выходят свободно плавающие личинки *церкарии* (см. **Церкария**). Синоним – *спороциста*.

\*От имени итальянского врача и естествоиспытателя Франческо Реди (F. Redi, 1626–1698). Под его именем известен важнейший биологический принцип – принцип Реди, гласящий: “Живое только от живого”.

**Резвератрол (ресвератрол)**. Низкомолекулярный компонент, содержащийся в кожце красного винограда\*, способный легко проникать в ЦНС и замедлять разрушение повреждённых нейронов, через повышение активности фермента, участвующего в синтезе никотинамиддинуклеотида (НАД). НАД, в свою очередь, регулирует активность белка – продукта сиртуинового гена (SIRT1), повышающего жизнеспособность клеток (и организма в целом) в условиях дефицита пищи, а также проявляющего эффекты антистарения (см. **Гормезис, Сиртуины (Sirtuins)**). На мышцах с излишней массой обнаружено, что резвератрол оказывает такое же действие на увеличение продолжительности жизни, как и ограничение потребляемых калорий\*\*. Показано, что добавление резвератрола в пищу мышам приводит к увеличению выброса в гиппокампе IGF-1 (ИФР-1), который стимулирует “взрослый нейрогенез” (см. **Нейрогенез**). Показано,

что у человека *резвератрол*, содержащийся в красном вине, способствует снижению сахара в крови при диабете II-типа и даже обладает противоопухолевыми свойствами.

\*Резвератрол вырабатывается виноградной лозой при неблагоприятных условиях роста (см. **Антифиданты**).

\*\*К сожалению, *резвератрол* никак не влиял на продолжительность жизни мышей с нормальной массой.

**Резервуарные хозяева.** От фр. *reservoir* < лат. *reservo* (*reservare*) – *сберегать, откладывать, сохранять*. Хозяева паразитов, в которых не происходит их дальнейшего развития. Как правило, в таких случаях вокруг личинок паразитов в тканях хозяев разных видов образуются капсулы, сходные по своему строению, что обусловлено действием паразитарных *ксеноблаптонов* (см. **Ксеноблаптоны, Тилации**).

**Резерпин.** Алкалоид, получаемый из различных видов раувольфии (*Rauwolfia*) семейства кутровых. Применяется в клинической практике как транквилизатор, способствующий снижению артериального давления. Обладает способностью понижать содержание в нейронах ЦНС некоторых нейромедиаторов, в том числе дофамина\*, а также в периферических тканях катехоламинов (симпатина или адреналина) и 5-гидрокситриптамина (серотонина). Синоним – *рауседил*.

\*При этом возникает состояние, похожее на Паркинсонизм.

**Резидент.** От англ. *resident* – *проживающий, присущий* < лат. *residans* (*residentis*) – *сидящий, пребывающий, остающийся на месте*. Вид организма – постоянный обитатель какой-либо местности.

**Резидентные белки.** От лат. *residans* (*residentis*) – *сидящий, пребывающий, остающийся на месте*. Белки, характерные для какой-либо органеллы, например, белки шапероны, содержащиеся в больших количествах в люмене ЭПР, или интегральные мембранные белки ЭПР.

При формировании транспортных везикул (например, экзоцитозных везикул) резидентные белки могут попадать в них и покидать свой компартмент. Однако в клетке существует эффективный “механизм возврата”, благодаря которому резидентные белки, покинувшие донорский компартмент, возвращаются в ЭПР, а белки карго доставляются в пункт назначения.

**Резидентные гены.** От лат. *residentis* – *пребывающий*. Гены с постоянным местом расположения.

**Резидуальность.** От лат. *resideo* – *сидеться, селится* (*residuus* – *оставшийся, сохранившийся*). Буквально, способность сохраняться. Например, агрессивная резидуальность больших первичных опухолей – инвазия опухоли посредством своего собственного потомства метастатических клеток.

**Резидуальный.** От лат. *residuus* – *оставшийся, сохранившийся*. Например, *резидуальные* фрагменты почечных камней, оставшиеся в почке после их дробления.

**Резистентность.** От лат. *resistentia* – *сопротивление*. Термин обычно отражает невосприимчивость бактерий к антибиотикам, возникающую в результате их клинического применения. Парадоксально, но резистентность к антибиотикам и веществам-дезинфекторам чаще возникает у бактерий в больницах, т. е., по существу, в самых стерильных условиях. Хорошо известно, что некоторые штаммы *Mycobacterium tuberculosis* характеризуются полирезистентностью, а при *синдроме сенации*, развивающемся у больших муковисцидозом, инфицированных возбудителем *Burkholderia cenocepacia*, наблюдается 100 % резистентность к любым антибиотикам. Существует несколько механизмов возникновения резистентности. Один из них связан с включением процесса ускоренного мутирования, например, при возникновении резистентности к *ципрофлоксацину*. В результате возникает состояние клетки, характеризующееся лавинной скоростью мутирования, которая превышает обычный процесс репликативного мутирования почти в 10 тысяч раз. Резистентность может быть вызвана плазмидами, кодирующими ферменты, разрушающие или модифицирующие лекарственные препараты. Возможна также генетическая модификация мишеней, на которые действуют препараты. Часто лекарственная устойчивость определяется автономными транспозонами, которые также могут быть встроены и в плазмиды (так называемые *плазмиды резистентности*, или R-плазмиды). Устойчивость может быть обусловлена снижением проницаемости клеточной мембраны для конкретного препарата, или, напротив, его активным выведением из клетки. Особая форма резистентности микроорганизмов к антибактериальным препаратам возникает в их сообществах, называемых бактериальными биоплёнками (см. **Механизм-SOS, Факторы R, Плазмиды, Бактериальные биоплёнки**)

**Резолваза (резольваза).** От лат. *resolvo* – *развязывать, освобождать* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, кодируемый подвижными генетическими элементами – транспозонами. Обеспечивает сайт-специфическую рекомбинацию между двумя транспозонами, представленными прямыми повторами в *коинтегратных* молекулах (см. **Коинтеграт**).

**Резорбция.** От лат. *resorbere* – *поглощать* и *-ia* – *условия*. 1. В общем смысле, процесс поглощения и переваривания биогенных веществ (рассасывание). Осуществляется в клетках лизосомами. 2. Процесс поглощения и всасывания с растворением внеклеточного вещества, происходящий при участии макрофагальных лизосом. 3. Перестройки органов и тканей при метаморфозе с их лизисом, например, резорбция хвоста у головастиков бесхвостых лягушек под действием тироксина. Еще один пример – это резорбция костной ткани под действием клеток остеокластов.

**Резус-фактор\*.** Резус-агглютиноген (**Rh**). Агглютиноген, содержащийся у 85% людей (резус-положительная кровь); соответственно,

15% имеют резус-отрицательную кровь. Система резус имеет 6 разновидностей агглютиногенов D, C, E, c, d и e (наиболее выражены антигенные свойства у агглютиногена D). Для простоты, кровь, содержащую D-эритроциты, называют резус-положительной (Rh+). Если резус-отрицательному человеку перелить кровь, содержащую резус-фактор, то у него образуются иммунные анти-резус агглютинины (анти-резус антитела). Повторное введение такой крови приведёт к развитию гемотрансфузионных осложнений. При развитии у резус-отрицательной женщины резус-положительного плода (особенно при повторной беременности) развивается гемолитическая желтуха новорождённых или даже смертельный *эритробластоз* плода (эмбриональный эритробластоз) (см. **Эритробластоз новорождённых**).

\*Был открыт К. Ландштейнером и И. Винером в 1940 г. у обезьяны макаки-резус, откуда и получил своё название.

**Реинкарнация.** От лат. *re* – *ещё раз, снова*, *in* – *в* и *caro* (*carnis*) – *плоть, мясо*. Буквально *восстановление тела, плоти*, в духовном смысле – *перевоспложение, проявление во плоти*. В мифических, религиозных представлениях (ре)*инкарнация* – это соединение бессмертной души с новым телом. С научной точки зрения некий смысл в этих представлениях всё же есть. Клетки нашего тела состоят из атомов, существующих с начала Вселенной. Отсюда следует, что когда-то, возможно, эти атомы уже входили в состав какого-то цветка, бабочки или динозавра, а может и далёкого или не очень далёкого нашего предка. В этом смысле *реинкарнация* – явление рядовое.

**Рековерин.** От лат. *re* – *снова* и англ. *cover* – то, что *покрывает, охватывает*. Кальций-связывающий белок зрительной системы. Функционирует на стадии релаксации, возникающей после стадии возбуждения фотонами света рецепторных клеток глаза.

**Рекодинг.** От англ. *recoding* – *перекодирование*. Явление, связанное со способностью РНК вносить разнообразие в геном. Оно состоит в том, что клетка изменяет одну из молекул, транскрибируемых с какого-либо гена, что приводит к синтезу иного белка, чем тот, который кодируется данным геном. Обнаружено, что перекодирование зависит от конформации трёхмерного узла или петли, образуемой РНК, а не от изменения её первичной последовательности. Считается, что *рекодинг* позволяет организму как бы опробовать новые белковые формы, не изменяя первичной последовательности кодирующего гена.

**Рекомбиназа.** От лат. *re* – *снова*, *combinatio* – *соединение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. 1. Фермент, катализирующий процесс гомологичной рекомбинации (реакции обмена нитями между гомологичными молекулами ДНК). Способен вырезать генетический материал, содержащийся в непосредственном окружении гена, кодирующего рекомбиназу. Считается перспективным для удаления потенциально опасных генов, использующихся для получения индуцированных плюрипотентных стволовых клеток (iPS cells)

(см. **Стволовые инициированные (индуцированные) клетки**). У *E. coli* таким ферментом является белок RecA; он осуществляет центральную стадию процесса рекомбинации – *распознавание гомологии* и обмен нитями между молекулами ДНК. Активной формой белка является волокно, состоящее из множества *мономерных* идентичных субъединиц RecA. Процесс обмена нитями между молекулами ДНК происходит как ряд последовательных взаимодействий нитей ДНК между собой и разными центрами внутри белкового волокна RecA (см. также **Рекомбинация гомологичная (гомологическая)**). 2. Процесс образования иммуноглобулинов в плазматических клетках также связан с перестройками генов (нефункциональных в зародышевых клетках) и катализируется ферментативным комплексом, получившим название *рекомбиназа*.

**Рекомбинантная ДНК.** От лат. *re* – *снова* и *combinatio* – *соединение*. Молекула ДНК, содержащая встроенный участок чужеродной ДНК. Впервые рекомбинантная ДНК была получена в 1972 г. молекулярным биологом из Стэнфордского университета Полем Бергом (Paul Berg), который с помощью рестриктаз разрезал вирусную ДНК, а затем сшил полученные фрагменты случайным образом ферментом лигазой. Уже в 1976 г. появилась первая биотехнологическая компания “Genentech”, занимающаяся синтезом генно-инженерных медицинских препаратов (например, инсулина и гормона роста, получаемых с помощью генно-модифицированных бактерий) (см. **Гибридная ДНК, Химерная ДНК**).

**Рекомбинация\*.** От лат. *re* – *снова* и *combinatio* – *соединение*. В общем смысле, рекомбинация – любой процесс генетического обмена, приводящий к появлению новых комбинаций наследственных признаков у потомства (рекомбинационной изменчивости). Другими словами, рекомбинация – это перераспределение генетического материала родителей (обмен аллелями и соединение их в новых сочетаниях) у потомства\*\*, т. е. появление у потомства признаков в таком сочетании, которого не было у родителей. Рекомбинация – фундаментальный биологический механизм, свойственный всем живым организмам, от вирусов и бактерий до человека, и обеспечивающий генетическое разнообразие. Основой рекомбинации является любой процесс объединения различного генетического материала. Полное объединение характерно для *полового* и *парасексуального* процессов. Частичное объединение (частичный перенос генов) обеспечивают *конъюгация*, *трансдукция* и *трансформации*, что характерно для бактерий, а также *рекомбинация* между вирусными геномами. Рекомбинационную основу имеют также *конверсия генов*, *гибридизация фагов* и *негативная интерференция*. В геноме человека обнаружены “горячие точки” рекомбинации – небольшие участки ДНК, на которых сосредоточена генетическая перетасовка. Запускает активность “горячих точек” рекомбинации связывающийся с ними специальный белок – продукт гена

PRDM9\*\*\*. Разные индивидуумы могут быть носителями различных версий этого гена, что и обеспечивает различную способность людей к рекомбинации в “горячих точках”. В составе самого гена присутствует минисателлит, обуславливающий разнообразие самого гена. “Горячие точки” склонны к самоликвидации и в ходе эволюции человека они то появляются в определённом месте, то исчезают, а отвечает за этот процесс, быстро эволюционирующие минисателлиты самого гена PRDM9.

\*Впервые термин “рекомбинация” применил английский биолог Уильям Бэтсон (William Bateson, 1909), хотя изучение механизма рекомбинации генов начал в 1911 г. американский генетик Томас Хант (Гент) Морган (Thomas Hant Morgan, 1866–1945), который сформулировал представление о *кроссинговере* хромосом, лежащем в основе этого биологического явления.

\*\*У видов, размножающихся половым путём, рекомбинация через физический обмен между отцовскими и материнскими хромосомами (кроссинговер) в процессе образования гамет приводит к перетасовке существующих последовательностей ДНК. Отсюда следует, что биологический смысл половому процессу придаёт именно *рекомбинация*.

\*\*\*Приоритет в открытии гена принадлежит английскому исследователю из Университета Лестера сэру Алеку Джеффрису (Sir Alec Jeffries).

**Рекомбинация гомологичная (гомологическая).** От греч. *homologos* – *соответственный*. Обмен последовательностями между двумя парными хромосомами, содержащими одни и те же локусы, а также процесс замещения исходного гена другой версией гена. Гомологичная рекомбинация обеспечивает “перемешивание” генетического материала, полученного от каждого из родителей, при образовании половых клеток (т. е. в процессе гаметогенеза). В результате хромосомы, передаваемые потомству, не идентичны хромосомам, полученным особью от своих родителей, поскольку содержат новые комбинации генов. Гомологичная рекомбинация расширяет возможности комбинирования генов внутри популяции. Кроме того, она играет важную роль в процессах генетической репарации, отвечающей за восстановление повреждённого генетического материала. Другими словами, в основе гомологической рекомбинации лежат естественные механизмы репарации повреждённой ДНК, при которой белки системы репарации клетки используют нормальный ген как матрицу (шаблон) для замены аналогичного, но дефектного гена, расположенного в гомологичной хромосоме. Может происходить в соматических клетках и приводить к замене одного аллеля альтернативным вариантом другого аллеля. На практике используется как метод генетической модификации\* путём замены дефектного гена другим – нормальным (диким) геном, или, наоборот, для замены нормального гена версией дефектного гена. Последний вариант лежит

в основе метода *нокаутирования генов* (см. **Рекомбиназа**). Синоним – *рекомбинация реципрокная*.

\*В 1989 г. итальянский учёный Марио Капеччи обнаружил явление, при котором добавленный путём электропорации (или микроинъекции) в стволовую клетку трёхдневного эмбриона мыши изменённый ген будет встроен в хромосому по месту нахождения аналогичного гена, заменив собой последний. Капеччи манипулировал с протоонкогеном мыши *int-2*, заменив дефектный онкоген нормальной версией гена. Затем такие модифицированные стволовые клетки он “возвратил” в эмбрион и получил химерную мышь, часть клеток которой несла нормальную копию гена *int-2*. (См. Capecchi M. R. Altering the genome by homologous recombination. Science, 1989, 244, 1288–1292).

**Рекомбинация консервативная.** От лат. conservatio – *сохранение, сбережение*“, re – *снова* и combinatio – *соединение*. Рекомбинация путём разрыва и воссоединения существующих цепей ДНК без дополнительного синтеза новых участков.

**Рекомбинация мейотическая.** Рекомбинация, протекающая между гомологичными хромосомами в процессе мейоза (явление кроссинговера) (см. **Кроссинговер**). Обнаружение явлений *эффекта положения гена* и *кроссинговера* позволили Герману Мёллеру и Даниэлю Раффелю выдвинуть в 1940 г. гипотезу, согласно которой гены подразделяются на более мелкие участки, которые при определённых условиях, например, в процессе рекомбинации могут действовать как независимые единицы. Эта гипотеза была поддержана исследованиями Гвидо Понтекорво, который в 1952 г. в экспериментах на биотиновых мутантах гриба *Aspergillus nidulans* показал, что гены делятся на составные части.

**Рекомбинация митотическая.** Кроссинговер, происходящий в процессе митоза между гомологичными хромосомами. Приводит к расхождению гетерозиготных аллелей (см. **Кроссинговер**).

**Рекомбинация нереципрокная.** От лат. reciprocus – *возвратный, отражающийся*. Неправильная рекомбинация (кроссинговер) между гомологичными последовательностями ДНК, в результате которой возникают рекомбинантные молекулы, несущие, одна – делецию, а другая – дубликацию соответствующего участка.

**Рекомбинация реципрокная.** От лат. reciprocus – *возвратный, отражающийся*. Формирование у потомства генотипов с противоположным расположением аллелей, по сравнению с их расположением у родителей. Обеспечивается точным кроссинговером гомологичных последовательностей ДНК.

**Рекон.** От лат. re – *снова* и combinatio – *соединение*. Устаревший термин, обозначающий единицу рекомбинации, или ген.

**Реконвалесценция.** От лат. re – *снова*, ещё *раз* и convalescentia – *выздоровление*. Период выздоровления, характеризующийся восстановлением нарушенных болезнью функций и исчезновением характерных симптомов заболевания (см. **Продром**).

**Реконституция.** От лат. *re* – *ещё раз* и *constitutio* – *установление*. Ещё в начале XX века было обнаружено явление самосборки губок и гидроидных полипов из суспензии клеток, полученной диспергированием взрослых особей, получившее название *реконституция* (реагрегаты диссоциированных клеток образуют маленькие губки). Позднее стало ясно, что *реконституция* имеет общебиологическое значение, поскольку она характерна также и для диссоциированных зародышей позвоночных (например, 4-х дневных куриных эмбрионов, диссоциированных трипсином) (см. **Адгезия клеток**).

**Рекреция.** От лат. *re* – *вновь, заново* и *se(cretio)* – *отделение*. Процесс выделения поглощённых веществ, не используемых в метаболизме, например, с помощью экзоцитоза\* удаляются излишки NaCl.

\*Экзоцитоз позволяет осуществлять все типы выделений: *секрецию* – удаление ассимилятов, *эксекрецию* – удаление *диссимилятов* и *рекрецию*.

**Ректальный.** От лат. *rectus* – *прямой*. Относящийся к прямой кишке (*rectum*).

**Ректификация.** От ср. лат. *rectificatio* – *исправление, выпрямление*. Способность ионного канала изменять свою проводимость в ответ на изменение величины мембранного потенциала.

**Рекуррентный.** От лат. *recurrens (recurrentis)* – *возвращающийся* < *re-curro* – *бежать назад*. 1. Палеонтологический термин, использующийся для обозначения фауны, повторно появляющейся в данном районе обитания после перерыва во времени. 2. В нейронауках, нейронные сети, обеспечивающие координацию нейронной активности различных отделов головного мозга, называются *рекуррентными*.

**Релаксаза.** От лат. *relaxatio* – *ослабление, разрядка* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, разрезающий одну из цепей высокоспирализованной ДНК и обеспечивающий релаксирование (раскручивание) ДНК. При этом релаксаза удерживает образующийся 5'-конец.

**Релаксация.** От лат. *relaxatio* – *ослабление, снижение напряжения*. Уменьшение напряжения, смягчение проявления какой-либо функции, отдых от работы.

**Релаксин.** От лат. *relaxatio* – *ослабление, расслабление, снижение напряжения* и греч. *protein* – *белок*. Протеин (пептидный гормон, родственник по структуре инсулину), свойственный млекопитающим, в том числе и человеку, и вырабатывающийся в больших количествах плацентой в поздний период беременности. Релаксин подавляет синтез коллагена и ускоряет его расщепление, ослабляя, тем самым, связки таза и лонное сращение (лобковый симфиз) у будущей матери для облегчения прохождения плода во время родов.

**Релаксированная ДНК.** От лат. *relaxatio* – *ослабление, уменьшение напряжения*. Раскрученная (несверхспирализованная) молекула ДНК.

**Релейные ядра таламуса.** От фр. relais – *сменять* (англ. relay – *переключатель, реле*). Скопления переключающих нейронов таламуса, на которых заканчиваются синапсы аксонов, входящих с состав зрительного нерва. Представляют собой своеобразный коммутатор зрительных сигналов (см. **Ретина**).

**Реликт (реликтовый).** От лат. relictum – *остаток, пережиток* (остаточная форма) Ископаемый организм, или организм, сохранившийся с древнейших времён. Например, к реликтовым созданиям можно отнести акулу под названием “домовой” (см. **Персистирующие формы, Рефугиумы**).

**Реликтовые РНК.** От лат. relictum – *остаток*. РНК, сохранившиеся, как принято считать, с древнейших времён биологической эволюции\*. Иначе, “молекулярные ископаемые”. Наиболее широко представлены в клетках эволюционно более поздних многоклеточных организмов (млекопитающих и особенно у человека). В то же время реликтовые РНК были обнаружены и у бактерий\*\*. У эукариот выявлены несколько классов коротких, не кодирующих белки РНК. К ним относятся малые ядерные РНК, малые ядрышковые РНК, “РНК-затравки” (“направляющие РНК”, или “праймерные РНК”), так называемые “сброшенные РНК”, интерферирующие РНК\*\*\*, РНК, образующиеся в результате вырезания и самовырезания интронов, 7SL-РНК сигнал узнающих частиц (SRP), которые обеспечивают посадку рибосомы, начавшей трансляцию сигнального пептида, на транслокон ЭПР (см. **Транслокон**). Кажется, что более сложные организмы, в отличие от бактерий, несут в себе реликтовый генетический груз, возможно, “на всякий случай”.

\*“Реликтовый” – не очень правильный термин, поскольку эти короткие РНК участвуют во многих важнейших процессах регуляции экспрессии генов, а также в регуляции биохимических процессов (некоторые ферменты используют определённые короткие РНК как необходимые компоненты).

\*\*Только у *E. coli* обнаружены сотни коротких регуляторных РНК (Hershberg R. et al., A survey of small RNA-encoding genes in Escherichia coli. Nucleic Acid Research, 2003, v. 31, 1813–1820).

\*\*\*“Выключают” гены, “не выключая” их (см. **РНК-интерференция (РНКи, RNAi)**).

**Ремоделирование.** От лат. re – *заново* и modulus < modus – *мерка*. Буквально, *повторное построение образцов* (создание заново). Переделка, реорганизация, реконструкция. 1. Ремоделирование желудочка сердца. Термин, обозначающий процесс истончения стенки желудочка сердца в зоне инфаркта и постепенное её растяжение вплоть до разрыва. В результате увеличивается объём желудочка и возникает сердечная недостаточность\*. 2. В настоящее время термин также относится к *ремоделированию генома* – структурной перестройке генома, осуществляемой при участии мобильных генетических элементов. Показано, что встраивание мобильного элемента способно нарушить

функционирование гена. У человека известно около 30-ти заболеваний, вызванных ретротранспозицией. Синоним – *ремоделинг* (англ. remodeling – буквально, *повторное восстановление формы*).

\*Первоначально термин *ремоделирование* использовался в клинической медицине для обозначения структурных и морфологических изменений сердца после острого инфаркта миокарда.

**Ремоделирование хроматина.** От лат. re – *заново* и modulus < modus – *мерка*. Любое изменение связывания гистонов с ДНК. Другими словами, реорганизация нуклеосом, смещение их в участках хроматина, связанных с активацией транскрипции генов, разборка перед репликацией, сборка после репликации, замена другими вариантами гистонов и т. д. Процесс энергетически зависимый (см. **Ремоделирование нуклеосом**).

**Ремоделирование нуклеосом.** От англ. понятия nucleosome remodeling – буквально, *повторное восстановление формы* нуклеосом. Термин в широком смысле отражает феномен АТФ-зависимого перемещения нуклеосом относительно последовательности ДНК, их сборку и разборку (без изменения состава), а также замену гистонов\*. Ремоделирование осуществляется при участии специальных *ремоделирующих* белков, собранных в комплексы и подразделяющихся на четыре семейства: SWI/SNF, ISWI, CHD и INO80. Эти белки обеспечивают упорядоченное (но не обязательно равномерное)\*\* распределение нуклеосом по ДНК. Ремоделирование нуклеосом делает ДНК доступной для матричных процессов (репликации, транскрипции и репарации), а также для процесса рекомбинации. Синоним – *ремоделинг хроматина*.

\*Для правильного функционирования хроматина после репликации требуется замена одних вариантов гистонов на другие. Например, в транскрипционно активных районах хромосом вместо канонического гистона H3 присутствует вариант H3.3.

\*\*Нуклеосомы в хроматине распределены неравномерно, они чаще формируются в GC-богатых районах хроматина, и даже существуют районы, лишённые нуклеосомной укладки. Разная способность последовательностей ДНК к формированию нуклеосом лежит в основе существования так называемого “*нуклеосомного кода*”.

**Ремонтантность.** От фр. remontant (англ. everbearing) – *цветущий несколько раз в год*. Способность растений к многократному цветению и плодоношению в течение одного вегетационного периода.

**Ремонтатные сорта.** От фр. remontant – *цветущий несколько раз в год*. Сорта культурных растений, способные повторно, или даже многократно, зацвести и плодоносить в течение одного вегетационного периода. Например, получены ремонтантные сорта клубники, дающей два урожая за лето.

**Ренатурация.** От лат. re-natus – *рождаться опять, вновь появляться* (где re – *снова* (*возобновление*) и natura – *природа*). Буквально, *возрождение*. 1. Восстановление нативной структуры белка. 2. Ассоциация

(реассоциация) денатурированных одиночных цепей ДНК, образующих в результате снова двойную спираль (см. **Денатурация**).

**Ренестрированный.** От англ. *renest* – *вновь гнездиться*. Буквально, имеющий ячеистую (пористую) структуру.

**Ренин.** От лат. *ren* (*renis*) – *почка* (греч. *perhron*, англ. *kidney*) и греч. **protein** – *белок*. Протеолитический фермент (аспартил-протеиназа), образующийся в юкстагломерулярном комплексе почек\* и превращающий *гипертензиноген* (ангиотензиноген)\*\* плазмы крови в активный декапептид *ангиотензин I* и, тем самым, повышающий внутрипочечное и артериальное давление (см. **Ангиотензин I**, **Тканевые гормоны**).

\*В ответ на уменьшение кровенаполнения клубочковых альвеол (ишемию) и повышение концентрации ионов натрия в дистальных отделах нефронов (см. **Ишемия**).

\*\*Гликопротеин плазмы крови из фракции  $\alpha_2$ -глобулинов, синтезирующийся в печени.

**Реннин.** От лат. *re-neo* – *распускать пряжу*. Протеаза желудочного сока, вырабатываемая главным образом у младенцев (а также у телят, вскармливаемых молоком)\*. Способствует переходу казеина в параказеин (процесс свёртывания молока) при оптимуме pH 6,0–6,5. Синонимы – *химозин*, *сычужный фермент* (у молодых животных). Под названием препарат *реннет* протеаза используется в сыроделии. Японские исследователи из Токийского университета ещё в 60-е годы XX века обнаружили микроскопический гриб *Mucor pusillus*, вырабатывающий ренин, подобный животному, который в настоящее время используется для приготовления различных продуктов (сыров) из молока.

\*В течение многих веков у разных народов “закваской” для приготовления сыров служили куски желудка телят, содержащие ферменты, осаждающие (створаживающие) белки молока.

**Реобаз.** От греч. *rheos* – *течение, поток* и *basis* – *основание*. Минимальная сила постоянного тока, способная вызвать реакцию возбудимых биологических тканей (сила тока, соответствующая порогу раздражения).

**Реовирусы.** От греч. *rheos* – *течение, поток* и *virus*. Небольшое семейство вирусов *Reoviridae*, включающих 4 рода возбудителей заболеваний человека и животных: *Reovirus*, *Orbivirus*, *Rotavirus*, *Cypovirus* (вирус цитоплазматического полиэдроса) и два рода вирусов растений (*Phytoreovirus* и *Fijivirus*), содержащих линейную двуспиральную РНК, состоящую из 10–12 сегментов с общей М.м.  $(12–20) \times 10^6$  Да и кодирующую от 6 до 10 вирионных полипептидов, включая ферменты, в том числе транскриптазу. Поскольку вирус имеет собственную репликазу, его размножение происходит в цитоплазме клеток. Вирусы, принадлежащие к различным родам, различаются по физико-химическим и морфологическим особенностям. Передача *рео-* и *ротавирусов* происходит прямым путём, а *орбивирусы*\* переносятся членистоногими (см. **Ротавирусы**).

\*К ним относятся: вирус колорадской клещевой лихорадки, вирус Орунго (лихорадка в Нигерии и Уганде) и вирус Кемерово.

**Реоксигенация.** От лат. *re* – снова, ещё раз, греч. *oxys* – кислый и *genos* – род (кислород). Восстановление снабжения органа, ткани, организма кислородом после кратковременной аноксии или ишемии. Синоним – *реперфузия* ишемического органа, например, мозга. Именно при *реоксигенации* образуются активные формы кислорода (АФК), губительные для клеток.

**Реопланктон.** От греч. *rheo* – теку (*rheos* – течение, поток) и планктон. Планктон текучих вод. Синоним – *потамопланктон*\*.

\*От англ. *potamic* – речной.

**Реотаксис.** От греч. *rheo* – теку (*rheos* – течение, поток) и *taxis* – расположение по порядку. Движение, зависящее от потока жидкости. Положительный *реотаксис* характерен для сперматозоидов позвоночных, движущихся в половых путях самки навстречу току жидкости.

**Реотропизм.** От греч. *rheo* – теку (*rheos* – течение, поток) и *tropos* – поворот, направление. Этологическое приспособление организмов, обитающих в текучих водах, когда животные (рыбы) держатся головой навстречу течению, а растения принимают определённое положение по отношению к течению воды.

**Реофилы.** От греч. *rheo* – теку (*rheos* – течение, поток) и *philia* – склонность (*phileo* – люблю). Животные, обитающие в текучих водах (например, реофильные виды рыб, обитающие в водоёмах с быстрым течением воды, насыщенной кислородом). Синоним – животные *лотической фацции* (см. **Лотическая фацция**)

**Реофиты.** От греч. *rheo* – теку (*rheos* – течение, поток) и *phyton* – растение. Растения проточных вод.

**Репарация.** От лат. *reparatio* – восстановление < *reparo* – вновь приобретать, восстанавливать. В буквальном смысле “залечивание”, ремонт. Термин обычно используется для обозначения процессов восстановления повреждённой ДНК. Восстановление генетических повреждений в клетках, связано с существованием специальных генетических систем репарации, впервые обнаруженных в 60-е годы XX века при изучении летальных эффектов при мутагенезе у бактерий. Осуществляется контролирующими ферментными системами, производящими вырезание и замещение повреждённых участков ДНК (*репаративный синтез*), например, *тиминовых димеров*, образующихся под действием УФ-излучения\*. Различают несколько видов репарации: 1. Репарация, связанная с эксцизией пар оснований, различающаяся у прокариот и эукариот. 2. Репарация неспаренных оснований. 3. Пострепликативная репарация. 4. SOS-репарация (см. **Мисмэтч-система репарации, Репарация рекомбинационная, Репарация эксцизионная, Репарация-SOS**).

\*При облучении ультрафиолетовым светом между соседними пиримидиновыми основаниями одной цепи могут возникать димеры (чаще

всего возникает димер Т-Т), когда вместо водородных связей в паре А-Т двух комплементарных цепей возникают связи между смежными тиминами внутри одной цепи (см. **Тиминовые димеры**, **Фотодимер тимина**).

**Репарация пострепликативная.** От лат. reparatio – *восстановление*. Репарация с образованием нормальной (интактной) двойной цепи, протекающая после репликации путём рекомбинации между двумя двойными цепями ДНК – продуктами репликации..

**Репарация рекомбинационная.** От лат. reparatio – *восстановление*. Восстановление бреши в одной из цепей двухцепочечной ДНК (дуплекса) за счёт рекомбинационного замещения участков гомологичной цепи ДНК из другого дуплекса.

**Репарация-SOS (SOS-репарация).** Индуцируемая при повреждениях “ремонтная система”, восстанавливающая дефекты в ДНК (“закрывающая” пропуски, разрывы в одной цепи), при которой новая цепь может синтезироваться и на дефектной матрице. SOS-репарация “включается”, если повреждения лежат друг возле друга так близко, что пропуски, вызванные, например, тиминовыми димерами, перекрываются. При такой репарации могут возникать мутации (см. **Тиминовые димеры**). Синоним – *индуцибельная репарация*.

**Репарация эксцизионная.** От лат. reparatio – *восстановление* и excisio – *вырезывание, вырез*. Репарация, при которой удаляется (вырезается) одноцепочечный участок двухцепочечной ДНК, содержащий неправильно спаренные или повреждённые основания, с последующим замещением его новой последовательностью, комплементарной неповреждённой цепи ДНК. Поскольку вырезаются короткие участки ДНК, эксцизионная репарация протекает без ошибок и не ведёт к новым мутациям; она также не зависит от света (*фотореактивации*), поэтому её называют *темновой репарацией* (см. **Фотореактивация**).

**Репелленты.** От лат. repellere – *гнать назад, отражать, отклонять*. Вещества, отпугивающие насекомых, животных, птиц (потенциальных хищников). Относятся к защитным выделениям, характерным для некоторых организмов (например, для *неподвижных* куколок некоторых насекомых); оказывают действие, противоположное действию *аттрактантов* (см. **Аттрактанты**).

**Реплантация.** От лат. re – *снова, ещё раз* и plantatio – *посадка*. Приживление на прежнее место отделившейся при травме, операции повреждённой ткани, органа или части тела. Повторная трансплантация удалённого органа, например, зуба (см. **Трансплантация**).

**Репликаза.** От лат. replicare – *отражать* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Общее название ферментов-полимераз, синтезирующих дочерние копии ДНК или РНК-последовательностей. К репликазам относятся ДНК-полимеразы (синтезируют ДНК на ДНК-матрице), РНК-полимеразы (синтезируют РНК на ДНК-матрице) и ревертазы (синтезируют ДНК на РНК-матрице).

**Репликационная (репликативная) вилка.** Точка расхождения цепей ДНК, образующая одноцепочечные участки, на которых происходит синтез дочерних комплементарных цепей. Участок ДНК, имеющий Y-образную конфигурацию (см. **Репликон**).

**Репликационный глазок.** Участок реплицирующейся ДНК, расположенный внутри обширного нереплицирующегося района.

**Репликация.** От лат. *replicare* – *отражать* (повторять). 1. В буквальном смысле термин отражает понятие, связанное с повторением какого-либо процесса. 2. Авторепродукция (например, репликация ДНК) (см. **Репликация ДНК**).

**Репликация двунаправленная.** От лат. *replicare* – *отражать* (повторять). Репликация, при которой с *ориджина* стартуют в противоположных направлениях две репликативные вилки. Такая репликация характерна для кольцевой бактериальной “хромосомы”.

**Репликация ДНК.** От лат. *replicare* – *отражать* (повторять). Процесс синтеза молекулы ДНК, при котором двойная спираль ДНК разделяется на две одиночные цепочки, на каждой из которых в соответствии с принципом комплементарности достраивается (копируется) вторая цепь. Процесс копирования происходит с высокой скоростью (до 1000 нуклеотидов в секунду) и очень высокой точностью при участии сложного репликативного аппарата (молекулярной “машины”), в состав которого, кроме ДНК-полимеразы III, входят до 40 различных белков. Несколько белков выполняют исключительно корректорские функции, отслеживая и исправляя неправильные спаривания оснований. Синонимы – *редупликация, ауторепликация*.

**Репликация однонаправленная.** Репликация, при которой репликативная вилка движется только в одном направлении от *ориджина*.

**Репликация ожидаемая.** Генетический феномен, заключающийся в том, что чем больше в какой-либо последовательности повторов САG (или, в общем виде повторов С\*G), как, например, в гене *хантингтина*, тем с большей вероятностью число повторов увеличится в следующем поколении, усиливая проявления ряда генетических синдромов, включая, так называемые полиглутаминовые нейродегенеративные заболевания. Предполагаемый механизм нарастания числа повторов в гене *хантингтина* связан с тем, что ДНК-полимераза, реплицируя этот участок гена, “ошибается”, поскольку в одноцепочечной ДНК, образующейся в момент репликации, нуклеотиды С и G, из-за своей комплементарности формируют водородные связи, что приводит к появлению маленьких петель (их называют ещё “булавочные ушки”), разделённых одним А-нуклеотидом. На этих петлях ДНК-полимераза даёт сбой и может реплицировать мотив повторно. Отсюда следует, что, чем больше повторов С\*G в последовательности, тем выше вероятность ошибки копирования при новых раундах репликации. Таким образом, дестабилизация участков, содержащих САG-повторы, предопределена самим механизмом репликации. Из этих рассуждений следует и другой вывод. Более позднее

рождение детей отцом, страдающим болезнью Хантингтона, уменьшает возраст проявления болезни у детей, поскольку в сперматогониях отца происходит постепенное накопление повторов. Пограничное число триплетов может быть добавлено и точковой мутацией, когда триплет САА превращается в САG (см. **Антиципация, Динамические мутации, Хорея Хантингтона**). Синоним – феномен “ожидаемая репликация”.

**Репликация по типу “катящегося кольца”.** Механизм репликации кольцевых молекул ДНК, при котором после надреза одной из цепей ДНК и освобождения 3'-ОН конца ДНК-полимераза начинает его наращивать, добавляя нуклеотиды комплементарно матрице второго неразрезанного кольца\*. При этом вновь синтезированная цепь вытесняет исходную родительскую цепь, несущую 5'-ОН конец (см. **Конкатемеры**).

\*Название способа репликации возникло из-за того, что точка роста как бы “скользит” вокруг кольцевой матричной цепи.

**Репликон.** От лат. replicare – *повторять* (повторять). Функциональная единица генома (единица репликации), с помощью которой клетка контролирует отдельные (индивидуальные) акты репликации. Или, по-другому, репликон – это участок генома, способный к автономной репликации. Репликон обязательно содержит регуляторные элементы, необходимые для репликации. Вся кольцевая молекула ДНК прокариот представляет собой один гигантский репликон, репликация которого начинается в одной исходной точке, называемой “origin”, от которой “расползаются” две репликационные вилки, движущиеся вдоль молекулы ДНК навстречу друг другу до конечной (терминальной) точки. Плазмиды и вирусные геномы также являются репликонами. Хромосомы эукариот – это полирепликонные структуры, содержащие множество автономно реплицирующихся участков.

**Реплисома.** От лат. replicare – *отражать* (повторять) и греч. soma – *тело*. Мультисубъединичный ферментный комплекс (молекулярная “машина”), формирующийся в репликационной вилке бактериальной “хромосомы” и осуществляющий процесс репликации. У эукариотов реплисома входит в состав ядерного матрикса и содержит ряд ферментов и вспомогательных белков: ДНК-праймазу, ДНК-полимеразу  $\alpha$ , ДНК-топоизомеразу II и ДНК-лигазу. Считается, что в процессе репликации петли ДНК как бы протягиваются через репликативный комплекс; при этом участки начала репликации совпадают или находятся вблизи участков постоянного прикрепления ДНК к ядерному матриксу.

**Репортёрный ген.** От англ. report – *сообщать*. Ген, продукт которого легко детектируется. Обычно репортёрный ген встраивают таким образом, чтобы его активность зависела от промотора изучаемого гена.

**Репрезентативный.** От англ. representative < фр. representatif – *характерный, показательный, представительный*. В биологии – типичный представитель (какой-либо группы животных, микроорганизмов и т. д.),

показательный, характерный для данной местности, образец для вынесения суждения.

**Репрессибельные ферменты.** От поздлат. *repressio* – *подавление, сдерживание* (*repressor* – *сдерживающий*) и англ. *able* – *способный*. Ферменты, скорость образования которых снижается при накоплении определённых метаболитов. Синоним – *репрессируемые ферменты*.

**Репрессия.** От поздлат. *repressio* – *подавление, сдерживание*. Подавление транскрипции (или трансляции) за счёт присоединения к специфическим сайтам (участкам) ДНК (или РНК) белков-репрессоров.

**Репрессор.** От лат. *repressor* – *сдерживающий*. Регуляторный белок, прочно и специфически связывающийся с определённым участком ДНК, расположенным между промотором и геном (сайтом, называемым *оператор*), препятствуя тем самым продвижению РНК-полимеразы. В результате процесс транскрипции блокируется\*. Репрессор выключает или включает ген в зависимости от получаемого сигнала. В качестве такого сигнала обычно выступают определённые малые молекулы, изменяющие конформацию молекулы репрессора. В одних случаях при их присоединении репрессор инактивируется и освобождает ген, а в других активируется, и образующийся комплекс блокирует работу гена (в этом случае регуляторная молекула называется *коактиватором*) (см. **Коактиваторы**).

\*Детали этого процесса впервые были установлены на бактериях *E. coli* и поражающих их фагах американским биохимиком Уолтером Гилбертом (Walter Gilbert, 1932 р., Нобелевская премия, 1980 г).

**Репрограммирование глии.** Превращение клеток глии в нейроны. В 2017 г. шведским нейробиологам в экспериментах по инфицированию *in vitro* астроцитов человека сконструированными вирусами, содержащими транскрипционные факторы, необходимые для образования нейронов, а также специальные микро-РНК, характерные для дофаминэргических нейронов и несколько факторов, запускающих перестройку хроматина, удалось трансформировать в дофаминовые нейроны до 16 % астроцитов. Затем они провели подобные эксперименты *in vivo* на мышах, моделирующих болезнь Паркинсона, которым вводили такую же вирусную конструкцию, у которых наблюдали значительное улучшение двигательных функций.

**Репрограммирование ядра соматической клетки.** Изменение генетической программы ядра (стирание старой и установление новой эпигенетической программы). Может происходить в результате трансдифференцировки клетки. Искусственно осуществляется путём переноса ядра клетки в гетерологичную цитоплазму или яйцеклетку. Происходит путём изменения характера *эпигенетического* уровня регуляции и связано с образованием определённых факторов транскрипции (см. **Трансдифференцировка, Факторы Яманаки**).

**Репродуктивная способность.** От англ. *reproductive* – *половой* (*reproduction* – *воспроизведение, размножение, возобновление* (больше

относится к растениям) < лат. приставки “re”, обозначающей *повторяемость* и productio – *произведение, производство*). Способность к самовоспроизведению, размножению.

**Репродуктивная ценность.** От англ. reproductive – *половой*. Мера численности ожидаемого потомства (чаще только женского пола). Термин используется в демографии.

**“Реснитчатый лифт”.** Система защиты дыхательных путей организма от инфекций. Построена на координированных колебаниях ресничек эпителиальных клеток (мерцательного эпителия) слизистой оболочки, направляющих движение слизи, с приклеившимися к ней вирусами, бактериями, спорами и пылью, вверх к носу и рту, где слизь удаляется или проглатывается. Известно, что одна затяжка табачного дыма при курении останавливает эвакуаторные движения ресничек на 20 минут. Ресничный лифт повреждается также алкоголем и некоторыми вирусами (см. **Синдром Картагенера**). Синоним – *Мукоцилиарный аппарат*, где mucus – *слизь* и cilia – *ресничка*.

**Реснички узловые.** Реснитчатый (цилиарный) аппарат эмбриональных клеток\*, появляющийся в самом раннем эмбриогенезе в том месте зародыша, где позднее будет сформирована его голова. Эти реснички создают правильный ток жидкости (своеобразный водоворот) вокруг эмбриона, поддерживая тем самым поступление нужных концентраций питательных и регуляторных веществ (прежде всего регуляторных белков, кодируемых морфогенетическими генами, такими как, например, *Sonic Hedgehog* и *Lefty 2*)\*\*. Считается, что правильный ток жидкости отвечает за формирование билатеральной симметрии тела (правильной латерализации) и правильное расположение внутренних органов у развивающегося эмбриона. Сбои в этом цилиарном аппарате, называемые *цилиопатиями*, могут приводить к нарушениям в расположении (транспозиции) внутренних органов, когда, например, печень – слева, а сердце и селезёнка – справа, или даже может возникнуть полиспления\*\*\* (см. **Билатеральная симметрия, Зеркальная асимметрия, Синдром Картагенера**). Синоним – *реснички нодулярные*.

\*Как и любые другие реснички, реснички узловые представляют собой тонкий вырост плазматической мембраны, содержащий две центральные и девять пар периферических микротрубочек, построенных из белка тубулина (см. **Аксонема, Микротрубочки, Тубулин**).

\*\*Возможно, что реснички отвечают за движение клеток в процессе морфогенеза, а также восприятие (осознание) среды, окружающей эмбрион, и опосредуют приспособительные реакции эмбриона на среду. Следует отметить, что функция восприятия среды клетками обеспечивается большим количеством ресничек на их поверхности (реснички – это глаза и уши слепых по сути клеток).

\*\*\*Больше одной селезёнки. Кстати, сбои в работе цилиарного аппарата эмбриона на ранних стадиях беременности часто вызываются

приёмом женщиной алкоголя, что безусловно вредно для эмбриона и плода.

**Респираторно-синтициальный вирус (RSV).** От лат. *respiratio* – *дыхание*, синцитий\* и *virus*. Вирус из группы *миксовирусов*, не обладающий способностью к гемагглютинации и гемадсорбции. Вызывает простудные заболевания (инфекции верхних дыхательных путей).

\*Синцитии (от греч. *syn* – *вместе* и *kytos* – *клетка*) – многоядерные клетки, возникающие в результате слияния, при инфицировании их вирусом. В 2013 г. была установлена структура антитела, с помощью которого организм человека борется с вирусом, что позволит создать эффективную вакцину.

**Респонсивный элемент.** От англ. *response* – *ответ*. Последовательность в промоторе, которая узнаётся специфическим транскрипционным фактором. Синоним – *элемент ответа*.

**Рестриктазные карты.** От лат. *restrictio* – *ограничение*. Карты, отражающие линейное расположение мест (сайтов) рестрикции в геномной ДНК. Их построение основано на том, что любой фрагмент ДНК обладает характерным только для него расположением отдельных сайтов рестрикции. Поэтому при расщеплении ДНК какой-либо рестриктазой всегда получают смесь различных по длине фрагментов с одинаковыми концевыми участками (см. **Рестриктазы**). Синоним – *рестрикционные карты*.

**Рестрикционный фрагмент.** Кусок ДНК, вырезанный из длинной молекулы ДНК с помощью определённой рестриктазы (см. **Рестриктазы**).

**Рестриктазы.** От лат. *restrictio* – *ограничение* < *restrictus* (*restrictum*) – *тесный, узкий, сжатый* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. В буквальном смысле “ограничивающие ферменты”\*. Эндодезоксинуклеазы (эндонуклеазы), участвующие в специфическом разрезании по определённым сайтам обеих цепей в молекулах ДНК. Узнают короткие последовательности нуклеотидов в ДНК (обычно 4–7 членную последовательность)\*\* и разрезают их в месте связывания с тотальной ДНК, или в другом месте (зависит от типа фермента). Важным условием активности рестриктаз является отсутствие метилирования в сайтах связывания\*\*\*. Рестриктазы – это главный молекулярный инструмент в геномной инженерии. Рестриктазы именуют по названию бактерий, которые являются их источником. Например, первая из примерно 400 известных в настоящее время рестриктаз была выделена американским микробиологом Хамилтоном. Смитом из *Haemophilus influenzae* и получила обозначение *HindIII*, где буква *d* означает штамм (штамм *R<sub>d</sub>*), а римская цифра порядковый номер в ряду аналогичных ферментов. Синонимы – *ферменты рестрикции, эндонуклеазы рестрикции, молекулярные “ножницы”*.

\*В 1959–1962 гг. швейцарский генетик Вернер Арбер с сотрудниками обнаружил ферменты, которые ограничивают

размножение фаговой ДНК в бактериях путём её специфической деградации, а в 1969 г. высказал предположение о возможности их использования для конструирования гибридных молекул ДНК. За открытие ферментов рестрикции и их применение в молекулярной генетике Вернер Арбер (W. Arber), Даниел Натанс (D. Nathans) и Хамилтон Смит (H. Smith) получили в 1978 г. Нобелевскую премию.

\*\*Например, рестриктаза EcoRI, выделенная из *E. coli* RY13, разрезает с образованием липких концов гексамерный палиндромный сайт  
G↓AATTC

CTTAA↑G.

Рестриктазы используют для диагностики некоторых заболеваний, вызванных точковыми мутациями, которые приводят к появлению новых, или исчезновению старых сайтов рестрикции (меняют число сайтов рестрикции). Например, в случае серповидно-клеточной анемии (S-анемии) точковая мутация в β-глобиновом гене приводит к исчезновению сайта, узнаваемого рестриктазой *Mst II*, в результате появляются более длинные рестрикционные фрагменты, по которым и выявляют носителей дефектного гена или больных S-анемией.

\*\*\*Рестриктазы присутствуют только в тех клетках, где есть и сайт-специфические метилазы.

**Рестрикция\***. От лат. restrictio – *ограничение*. Процесс ограничения размножения фага, инфицирующего бактерию, обусловленный генетически детерминированным бактериальным механизмом (систему рестрикции также могут нести сами профаги, или они могут быть детерминированы плазмидами). Осуществляется при помощи ферментов-рестриктаз. Первоначально наиболее полно рестрикция была изучена на штаммах *E. coli* K-12\*\* и В., у которых были выявлены системы рестрикции *B, K, P1, R1, RII*.

\*Явление рестрикции было обнаружено при изучении бактериофагов. При этом было обнаружено, что иногда бактерии могут ограничивать (рестриктировать) развитие инфицирующего их фага, а исход рестрикции зависит от свойств бактерий, на которых фаги размножались ранее.

\*\*Штамм, выделенный в США (Стэнфордский университет) ещё в 1922 г. из кала больного дифтерией (символ “К” обозначал шифр в каталоге, а цифра 12 указывала порядковый номер поступления штамма в музей). *E. coli* K-12 – штамм, который использовали для первых экспериментов по конъюгации в 1946 г. Джошуа Ледерберг и Эдуард (Эдвард) Татум.

**Ретарданты**. От лат. retardatio – *замедление, задержка*. Общее название физиологических антагонистов *гиббереллинов* (см. **Абсцизовая кислота, Гиббереллины**).

**Ретардация**. От лат. retardatio – *замедление, задержка*.  
1. В молекулярной биологии – замедление подвижности белка

в полиакриламидном геле. 2. В биологии развития – замедление развития органа по сравнению с его развитием у предковых форм.

**Ретенция.** От лат. *retentio* – *удерживание* (задержка). Например, *ретенция* зуба – задержка прорезывания зуба при наличии его зачатка в лунке (зубной альвеоле) или *ретенция* в организме азота.

**Ретикулоциты.** От лат. *retina* (*reticulum*) – *сеть, сетка, сеточка* и греч. *kytos* – *клетка*. Непосредственные предшественники зрелых эритроцитов, в цитоплазме которых методами прижизненного окрашивания (например, бриллиантовым крезоловым синим) выявляются гранулярные или нитевидные структуры. В норме составляют 0,5–1 % от общего числа эритроцитов крови. В случаях усиленного разрушения эритроцитов (при ускоренном эритропоэзе) число ретикулоцитов может достигать до 50 %. Ретикулоциты характеризуются обилием кДНК глобиновых генов и очень активным белковым синтезом (особенно синтезом гемоглобина).

**Ретикулярная ткань.** От лат. *reticula* (*reticulum*) – *сеть, сеточка*. Совокупность клеточно-тканевых элементов, включающих гистиоциты соединительной ткани, ретикулярные клетки костного мозга, селезёнки и лимфатических узлов. Другими словами, вся совокупность макрофагов (моноцитов), оседающих в разных частях организма и образующих ткани, входящие в состав нёбных миндалин, эндотелия кровеносных сосудов, слизистой оболочки кишечника, зубной мякоти и осуществляющих, наряду с микро- и макрофагами, фагоцитарные функции (см. **Макрофаги, Моноциты**). Синонимы – *макрофагальная система, ретикуло-эндотелиальная ткань, ретикуло-эндотелиальная система\**.

\*Фундаментальные труды по патологии ретикуло-эндотелиальной системы принадлежат советскому патологу Н. Н. Аничкову, который описал также *миогистиоцитарные* клетки миокарда, которые называют “клетками Аничкова” (см. **Атеросклероз**).

**Ретикулярная формация.** От лат. *reticula* (*reticulum*) – *сеть, сеточка* и *formatio* – *образование* (структура). Часть ствола головного мозга, вовлечённая в регуляцию многих физиологических функций, включая регуляцию суточных ритмов (смену периодов сна и бодрствования). Эволюционно эта часть головного мозга наиболее древняя. Аксоны нейронов этой системы очень короткие и обеспечивают тесное взаимодействие соседних нейронов друг с другом. В свою очередь, ретикулярная формация получает входящую коллатеральную иннервацию от всех сенсорных и моторных систем организма, также как от основных структур головного мозга, подчиняясь его высшим отделам через посредство ретикуло-таламической системы.

**Ретикулярный.** От лат. *reticula* – *сеточка*. Сетчатый. Синоним – *текстиформный* (англ. *weave* – *плести*).

**Ретина.** От лат. *retina* – *сеть, сетка*. Сетчатая оболочка глаза, представляющая собой систему светочувствительных рецепторов (палочек и колбочек), расположенных на задней внутренней поверхности глазного

яблока. Кванты света, попадающие на сетчатку, запускают фотохимические реакции, приводящие к генерации электрических импульсов, которые передаются на ганглиозные клетки сетчатки, аксоны которых формируют зрительный нерв (см. **Ретиналь**). Синоним – *сетчатка*.

**Ретиналь.** От лат. *retina* – *сеть, сетка*. Светочувствительный каротиноид из группы ретиноидов (витамин А), интегрированный в фотохимический процесс зрительного восприятия в сетчатой оболочке глаза (ретине). Входит в состав хромопротеина родопсина\*. В механизмах зрительного восприятия ключевым моментом является процесс цис-транс-изомеризации ретиналя (переход из цис-формы в транс-форму по отношению к двойной связи, расположенной между С-11 и С-12 атомами углерода), происходящий под воздействием квантов видимой части спектра (см. **Ретинол, Родопсин**).

\*Молекула родопсина включает белок *опсин* и остаток 11-цис-ретиналя, связанного ковалентно с ε-аминогруппой остатка лизина в опсине.

**Ретинит.** От лат. *retina* – *сетка* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление сетчатой оболочки глаза.

**Ретинобластома.** От лат. *retina* – *сетка*, *blast* – *росток* и *ома* – *опухоль*. Редкая опухоль сетчатки глаза\*, связанная с доминантным аутосомным геном ретинобластомы *Rb*. Заболевание, встречается значительно чаще у детей и сопровождается *полипозом* кишечника (*polyposis coli*), а также множественными опухолями внутренних органов. Опухоль ассоциирована с мутациями в гене *Rb* – опухолевом супрессоре, состоящем из 27 экзонов и 26 очень протяжённых интронов. Интересно отметить, что проявление мутантного гена становится возможным только после того, как клетки сетчатки глаза достигают определённой стадии дифференцировки.

\*Клетки сетчатки глаза у ребёнка перестают делиться в возрасте около 5-ти лет. К этому времени они проходят всего несколько циклов деления, за которые не успевают накопить нужное для трансформации число мутаций. Отсюда заболевание имеет наследственную основу, когда ребёнок получает от родителей один мутантный аллель гена *Rb*. Именно поэтому ретинобластома очень редкое заболевание.

**Ретиноиды.** От лат. *retina* – *сетка* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Большая группа липофильных молекул, структурно сходных с витамином А и с витамином D.

**Ретинол.** От лат. *retina* – *сетка* и *oleum* – *масло*. Жирорастворимый витамин А\* (А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub>, А<sub>3</sub>) – предшественник группы ретиноидов, в которую входят *ретиналь* и *ретиноевая кислота*\*\* . Образуется при окислительном расщеплении β-каротина (провитамина А). Источниками витамина А являются только продукты животного происхождения, в то время как *каротиноиды* содержатся в растительных продуктах. Некоторые формы ретинола могут сохраняться в жировых тканях в течение длительного времени (в течение 1–3 лет) после употребления. Показано, что курение

и одновременный приём витамина А провоцируют рак лёгких. Синоним – *аксерофтол*.

\*При недостатке витамина А возникает нарушение сумеречного зрения (так называемая “куриная слепота”)\*\*\*, ксерофтальмия, а у детей наблюдается ещё и нарушение роста. Поэтому витамин А часто называют “витамином роста”. Избыточный приём витамина А беременными женщинами способен вызывать врождённые аномалии у плода (см. **Аккутан**).

\*\*Играет роль фактора роста.

\*\*\*У куриц из-за низкого содержания в сетчатке глаза зрительных элементов (палочек и колбочек) отсутствует зрение в темноте, из-за чего и было дано название болезни, характеризующейся недостаточностью сумеречного зрения при дефиците витамина А.

**Ретинопатия.** От лат. *retina* – *сетка*, греч. *pathos* – *страдание* и *-ia* – *условие*. Дегенеративные изменения сетчатки глаза, не связанные с воспалением. Различают несколько форм ретинопатии: *диабетическая*, *гипертоническая* (артериоспастистический ретинит), *лейкемическая* (характерная для лейкозов), *пигментная*, *серповидно-клеточная*, *тапеторетинальная* и *пролиферативная*. Для ретинопатий характерны застойные сосудистые явления (отёки сетчатки и макулы), спазм артерий и расширение вен, аневризмы и диффузные или точечные гемorragии (кровоизлияния) в сетчатку и её обильная ревакуляризация. Пролиферативная ретинопатия обусловлена усиленным ростом кровеносных сосудов сетчатки, вызванным неконтролируемой пролиферацией клеток сосудистого эндотелия, рост которого стимулируется сигнальным белком – фактором роста эндотелия А. Известна также ретинопатия недоношенных детей, которая является причиной их слепоты (см. **Меланопсин**).

**Ретиношизис (ретиносхизис).** От лат. *retina* – *сетка* (сетчатая оболочка глаза) и греч. *schisis* – *разделение*. Сцепленное с X-хромосомой рецессивное заболевание, проявляющееся расслоением сетчатки вследствие её дегенерации с образованием кист между двумя слоями. Ювенальный ретиношизис в зоне нервного волокна у детей до 10 лет приводит к поражению макулы.

**Ретинохорид.** От лат. *retina* – *сетка* (сетчатая оболочка глаза), греч. *chorion* – *укрепление* и *eidos* – *сходство, вид* (внешний). Сосудистая оболочка глаза и сетчатки. *Хориоретинальный* слой оболочки глаза (сетчатка и сосудистая оболочки вместе).

**Ретинула.** От лат. *retinula* – *сеточка* < *retina* – *сетка*. Светочувствительный аппарат омматидия. Состоит обычно из 7–8 зрительных и 1–2 базальных клеток, аксоны которых передают сигналы в оптический ганглий. В совокупности все ретинулы фасеточного глаза представляют собой аналог сетчатки камерного глаза, что и отражено в названии (см. **Омматидий, Рабдом**).

**Ретрактильный.** От лат. *retractio* – *сокращение, сжатие*. Способный укорачиваться, сокращаться, сократимый.

**Ретрактозимы.** От лат. *retractio* – *сокращение, сжатие* (*retractum* – *оттягивать назад*) и греч. *enzyme* – *закваска, фермент*. Вещества, под воздействием которых происходит уплотнение стягивание кровяного сгустка (его ретракция). К ретрактозимам относится, например, *тромбостенин*.

**Ретракторы.** От лат. *retractum* (*retractare*) – *оттягивать назад*. Мышцы-ретракторы, обеспечивающие втягивание зубов в желобки пирамидок у морских ежей (см. **Протракторы, Аристотелев фонарь**).

**Ретракция.** От лат. *retractio* – *сокращение, сжатие*. Свойство чего-либо сокращаться или укорачиваться, например, свойство кровяного сгустка (фибринового тромба) сокращаться, выдавливая сыворотку.

**Ретровирусы\***. От греч. *retro* – *назад, вспять* и *virus*. Семейство широко распространённых среди позвоночных животных РНК-содержащих вирусов (*Retroviridae*), цикл размножения которых обеспечивается обратной транскриптазой (ревертазой) и проходит через стадию двухцепочечной ДНК, встраивающуюся (интегрирующуюся) в ядерную ДНК клетки-хозяина. Ретровирусы подразделяются на вирусы, не имеющие онкогенов (*v-onc<sup>-</sup>*) и вирусы, имеющие онкогены (*v-onc<sup>+</sup>*). В семейство ретровирусов входят вирус саркомы Рауса (RSV), вирусы саркомы мышей Харви (Ha-MuSV) и Молони (Mo-MuSV), вирус лейкоза мышей (MuLV), вирус лейкоза птиц (ALV), вирус, вызывающий карциному молочных желёз у мышей (MMTV), называемый также *фактором молока*, вирусы Т-клеточного лейкоза человека (HTLV-I, II, III) и т. д. Следует отметить, что далеко не все ретровирусы онкогенны или, хотя бы даже, патогенны. В отличие от других вирусов, ретровирусы не убивают клетки, а вызывают хроническую инфекцию, которая, или выражается усилением клеточной пролиферации, или никак не проявляется изменениями в характере роста клеток. Геном ретровирусов содержит три гена и представлен *двумя* идентичными одноцепочечными позитивными молекулами РНК, несущими *кэп* на 5'-конце и поли(А) на 3'-конце (т. е. геном у ретровирусов диплоидный и в принципе способен к рекомбинации). Его структура организована по общей схеме LTR-gag-pol-env-LTR\*\*, где LTR – длинные концевые повторы, находящиеся в прямой ориентации на обоих концах ДНК ретровируса. Помимо структурных белков, в состав вирионов ретровирусов входит ревертаза. С 5'-концом также нековалентно связана специфичная для данного вируса какая-либо тРНК, захваченная из клетки-хозяина и играющая роль затравки (праймера) при репликации вируса. В составе многих ретровирусов находятся также онкогены – копии нормальных клеточных генов\*\*\*, например, вирус саркомы Рауса, содержит онкоген *v-src*, кодирующий тирозиновую протеинкиназу. Для РНК-содержащих вирусов, включая ретровирусы и вирусы гриппа, характерен высокий уровень ошибок (мутаций) при репликации РНК\*\*\*\*,

что, наряду с другими особенностями генома\*\*\*\*\*, даёт им определённые селективные преимущества, т. е. делает их неуязвимыми перед иммунной системой организма-хозяина. Ретровирусы подразделяются на три неравных подсемейства: *лентивирусы*, *спумавирусы* и *онковирусы* (самое многочисленное подсемейство) (см. **Онковирусы**, **Эндогенные вирусы**).

\*Своё название ретровирусы получили из-за того, что генетическая информация в цикле размножения вируса движется в обратном направлении от РНК→ДНК, и это движение обусловлено наличием в составе вирусов обратной транскриптазы (ревертазы).

\*\*Ген *gag* кодирует синтез группоспецифических вирусных антигенов нуклеоида – белков сердцевины (*gag* аббревиатура от англ. *group specific antigen*), ген *pol* – обратную транскриптазу (*polymerase*) и ген *env* – гликопротеины вирусной оболочки (*envelope*). LTR – аббревиатура от англ. *long terminal repeats* – длинные концевые повторы.

\*\*\*Почему ретровирусы используют клеточные гены? Во-первых, потому, что это очень эффективные клеточные инструменты, приспособленные для работы именно в клетках, и, во-вторых, потому, что при такой стратегии резко снижается результативность иммунологической защиты организма от вирусов.

\*\*\*\*Во-первых, одноцепочечные РНК химически менее устойчивы и, во-вторых, все матричные процессы копирования РНК (репликация, транскрипция и обратная транскрипция) весьма склонны к ошибкам.

\*\*\*\*\*В геноме вируса гриппа присутствуют 8 отдельных молекул РНК, и при заражении клетки сразу двумя разными штаммами, в принципе, могут возникнуть 64 геномных комбинации вирусных частиц.

**Ретрогены.** От лат. *retro* – *обратно, назад*. Последовательности в геномной ДНК, возникающие в результате процесса обратного копирования и встраивания уже готовых матриц, т. е. прошедших “созревание” информационных РНК, в которых отсутствуют регуляторные последовательности, свойственные нормальным генам. В некоторых случаях ретрогены снова транскрибируются в иРНК, которые не могут функционировать должным образом и, прежде всего, полиаденилироваться. Поэтому они очень неустойчивы в цитоплазме (см. **Полиаденилирование**, **Процессинг**, **Функциональные элементы генов**, **Псевдогены**, **Псевдогены процессированные**).

**Ретроградация.** От лат. *retro* – *обратно, назад* и *gradatio* – *постепенное повышение, возрастание* < *gradus* – *шаг, ход, ступень*. Уменьшение плотности популяции, её возврат к прежнему уровню плотности.

**Ретролистёз.** От лат. *retro* – *обратно, назад, вспять* и греч. *listhesis* – *сдвиг скольжением* (англ. *a slipping*). Смещение тела позвонка кзади, нарушающее нормальную ось позвоночника. Синоним – *ретроспондилолистез*.

**Ретроморфоз.** От лат. *retro* – *обратно, назад* и *morphosis* – *изменение формы* < *morphe* – *форма* и *-osis* – *состояние*. Развитие, сопровождающееся дегенерацией. Синонимы – *ретрогрессия, снижение уровня*.

**Ретропозоны.** От лат. *retro* – *обратно, назад* и *positio* – *положение*. Последовательности ДНК, занимающие 8% генома человека. Различают автономные и неавтономные ретропозоны. Автономные представляют аналоги ретровирусов (неполные, потерявшие часть генома, редуцированные ретровирусы). Содержат в своём составе вирусные гены *gag* и *pol*, кодирующие обратную транскриптазу (ревертазу), РНКазу-Н, специальную протеазу и интегразу, а также обычно содержат и часть гена *env* (от англ. *envelope* – *оболочка*), кодирующего у нативных вирусов белки капсида (оболочки). Отсюда, транспозиция ретропозонов осуществляется по обычному ретровирусному механизму. Неавтономными являются более дефектные последовательности, не способные к самостоятельному перемещению. Синоним – *ретротранспозоны* (см. **Ретротранспозоны, Транспозоны**).

**Ретропоследовательности.** От лат. *retro* – *назад, вспять*. Общий термин, использующийся для обозначения любой последовательности ДНК, произошедшей через РНК-посредника. В геноме высших эукариотов содержится огромное количество таких последовательностей\*, относящихся к *псевдогенам, ретротранспозонам* (ретропозонам) и *транспозонам*. Не исключен и процесс перемещения кДНКовых копий функционирующих генов сомы в клетки зародышевых линий с целью сохранения нормальных открытых рамок считывания, как генов домашнего хозяйства, так и уникальных генов, определяющих дифференцировку специализированных соматических клеток (см. **Псевдогены, Обратная связь сомы и зародышевой линии**).

\*Вся эволюционная история эукариотов – это история накопления и перемещения в геноме мобильных генетических элементов.

**Ретротранскрипты.** От лат. *retro* – *назад, вспять* и *транскрипты*. Свободные ДНК-копии генов клетки, полученные по матрице мРНК. Синоним – кДНК.

**Ретротранспозоны.** От лат. *retro* – *назад, вспять*, *trans* – *через* и *positio* – *положение*. Элементы генома, образовавшиеся в результате обратной транскрипции РНКовых копий генов и встраивания их в различные места генома. Относятся к мобильным генетическим элементам, способным менять своё положение в геноме. Несут на концах длинные повторы (LTR – *long terminal repeats*), необходимые для встраивания в геном, инициации транскрипции и полиаденилирования транскрибируемой с них РНК (см. **Ретропозоны, Транспозоны, Элементы-LINE**). Перемещение ретротранспозонов и встраивание в новые места генома может приводить к различным по выраженности последствиям – от изменения регуляции экспрессии генов, до их повреждения, или даже к образованию новых генов. Секвенирование

генома орангутанга обнаружило значительно меньшее содержание в нём ретротранспозонов\* (в том числе и Alu-повторов) по сравнению с геномом шимпанзе и, особенно, с геномом человека (см. **Alu-повторы**). Наряду с другими подвижными и повторяющимися элементами генома рассматриваются как палеонтологические свидетельства (генетические “ископаемые”), несущие информацию о ранней эволюции геномов и хромосом. Их считают также агентами, которые создают новые гены и продолжают формирование нового облика хромосом.

\*Сопоставление геномов человека, шимпанзе и орангутанга показало, что скорость дупликаций, делеций, утраты или приобретения генов у орангутанга в среднем в два раза меньше, чем у шимпанзе и человека, что может быть следствием меньшего содержания в геноме орангутанга ретротранспозонов.

**Ретикулум (ретикулюм).** От лат. *reticulum* – *сеточка*. Имеющий сетчатую структуру. 1. В клеточной биологии – *эндоплазматический ретикулум* (гладкий или шероховатый (гранулярный)). 2. В анатомии – *сальник* (*reticulum jecoris*).

**Ретротранслокация.** От лат. *retro* – *назад, вспять* и *translocatio* – *перемещение*. Перенос белка из полостей эндоплазматического ретикулума (ЭПР) в цитозоль через *ретроградный транслокон* с последующей его деградацией в протеосомах. Характерна для повреждённых или неправильно свёрнутых белков. Синонимы – *ретроградная транслокация, дислокация* (см. **Дерлин**).

**Референтный.** От лат. *referentis* (*referens*) – *сообщающий* < *refero* (*referre*) – *сообщать, сопоставлять, сравнивать, соотносить*. Сравнительный, известный. Например, известный генетический текст, используемый для сравнения.

**Референтные последовательности.** От лат. *referentis* < *refero* – *сопоставлять, сравнивать*. Избранные полногеномные последовательности, с которыми сравниваются варианты других черновых последовательностей. Обычно целью такого сравнения является выявление генетических маркёров.

**Рефлекс.** От лат. *reflexus* – *отражение*. Физиологическая реакция организма на те или иные раздражители, осуществляемая при помощи нервной системы. Рефлексы бывают врождённые (безусловные) и приобретённые (условные).

**Рефлексогенный.** От лат. *reflexus* – *отражение* и греч. *genan* – *порождать*. Вызывающий рефлекс, например, рефлексогенный стимул.

**Рефлектины.** От лат. *reflexio* (*reflexus*) – *отражение* и греч. *protein* – *белок*. Белки, продуцируемые клетками *иридофорами* кожи головоногих моллюсков (кальмаров, осьминогов). Служит для создания и изменения цвета тела этих животных, например, с целью маскировки (мимикрии) или в качестве средства коммуникации (при половом взаимодействии, а также демонстрации агрессии) (см. **Иридофоры**). Молекулы этих белков образуют наночастицы, формирующие стопки пластинок, отражающие

определённые цвета. Эти пластинки располагаются между складками мембраны иридофора. При воздействии нейротрансмиттера на мембрану активируется биохимический процесс, нейтрализующий электрический заряд молекул рефлектина, в результате чего молекулы белков сближаются, что увеличивает отражательную способность пластинок и изменяет их шаг, приводя к изменению отражённого цвета. При секвенировании генома калифорнийского двупятнистого осьминога (*Octopus bimaculoides*) были идентифицированы 6 генов, образующих небольшое семейство и кодирующих белки-рефлектины, которые и отвечают за способность осьминогов к мимикрии (см. **Генные семейства**).

**Рефлюкс.** От лат. refluxum – *течь назад, стекать*. Желудочно-пищеводный рефлюкс – заброс содержимого желудка в пищевод. Возникает при гастроэзофагальной\* рефлюксной болезни (ГЭРБ), при эрозивно-язвенном рефлюкс-эзофагите. Сопровождается следующими симптомами: болями при глотании, изжогой, регургитацией кислым содержимым (см. **Регургитация**). Подавляется веществами, снижающими активность метаботропного рецептора глутамата-5, а также с помощью антацидных веществ и ингибиторов “протонового насоса” (см. **Метаботропные рецепторы**).

\*Пишут также *гастроэзофагеальная рефлюксная болезнь*.

**Рефрактерная анемия.** От лат. refractarius – *упрямый* и *анемия*. Любая анемия, при которой стойко сохраняется (персистирует) патологическое состояние, или даже прогрессирует, т. е. не поддаётся никакому виду лечения, кроме переливания крови.

**Рефрактерная фаза.** От лат. refractarius – *упрямый* (невосприимчивый) и греч. phasis – *появление*. Отсутствие ответа на сигнал после серии аналогичных предшествовавших подобных ему сигналов. Характерна для процесса возбудимости сердечной мышцы, работающей по принципу “всё или ничего”. Синонимы – *рефрактерный период, адиафория*.

**Рефрактерность.** От лат. refractarius – *упрямый*. Невосприимчивость. Период невозбудимости мембраны нервных клеток и мышечных волокон, связанный с полной *инактивацией натриевых каналов* и повышением калиевой проводимости. Различают *абсолютную* и *относительную* рефрактерность.

**Рефугиумы.** От англ. refugium < refuge – *убежище* (рефугий), *резерват*\* < лат. refugio (refugitum) – *бежать назад, убежать*. 1. Места обитания (биотопы), где очень древние по происхождению животные надолго пережили своё время. Так, например, очень медленную эволюцию целокантов (латимерий) объясняют отсутствием селективного давления в условиях океанических глубин, где обитают эти рыбы. Поэтому латимерии отличаются очень стабильным геномом, однако и у них обнаружены транспозоны, которые должны были бы играть важную эволюционную роль, но, по-видимому, не для кистепёрых (см. **“Живые**

**ископаемые”, Персистирующие формы).** Феномен Лох-Несского чудовища (“Несси”) в Шотландии можно объяснить сохранением какого-либо вида из мезозойских плезиозавров\*\* в условиях рефугиума. Сюда же можно отнести и легенду болот северо-востока Конго про неизвестное животное *мокеле-мбембе*, похожее на бронтозавра\*\*\*, вымершего более 70 млн. лет назад. 2. Относительно тёплые участки территории, существовавшие в эпохи оледенения и позволявшие сохраняться многим видам организмов. Синоним (образный) – “*затерянные миры*”.

\*Термин также означает “долгосрочный заказник”, “заповедник”.

\*\*От греч. *plēsios* – *близкий* (плезиозавры – близкие ящерам).

\*\*\*От греч. *bronte* – *гром* и *zaurus* – *ящерица*.

**Рецентный.** От англ. *recent* – *недавний, новый, последний*. В биологии, ныне живущий организм (а также, недавно появившийся).

**Рецептор-индуцированный эндоцитоз\*.** Специфический вид эндоцитоза (пиноцитоза), при котором определённые поверхностные рецепторы осуществляют селекцию и концентрирование молекул-лигандов, поступающих внутрь клетки. Для рецептор-индуцированного эндоцитоза характерна *рефрактерность*, которая “выключает” входной сигнал экзогенных регуляторов, например, факторов роста. Она возникает, если поглощённый после связывания с лигандом рецептор не возвращается (или возвращается после освобождения “груза” не сразу) на клеточную поверхность. Этот вид эндоцитоза относится к так называемому *клатрин-зависимому* эндоцитозу и обеспечивает поступление в клетку транспортных белков, таких как трансферрин, сиалогликопротеин,  $\alpha_2$ -макроглобулин, липопротеины низкой плотности (ЛНП-холестерин) и т. п., а также факторов роста, очень быстро удаляемых с поверхности эндоцитозом\*\*.

С рецептор-опосредованным адсорбционным *эндоцитозом* (*пиноцитозом*) связан ряд тяжёлых заболеваний человека, например, семейная *гиперхолестеринемия*, обусловленная мутациями гена рецептора ЛПН (см. Семейная гиперхолестеринемия). Синоним – *интернализация* (см. Интернализация).

\*Обнаружен в 1964 г. американскими исследователями К. Р. Портером и Т. Ротом.

\*\*Некоторые токсины и вирусы (например, гепатита и полиомиелита) также попадают в клетку через рецепторный механизм поглощения.

**Рецепторные протеинкиназы.** Ферментативные активности, свойственные цитоплазматическим доменам трансмембранных рецепторов, с помощью которых они фосфорилируют свои внутриклеточные субстраты, изменяя состояние и функции белков-мишеней, включённых во внутриклеточную цепь передачи сигналов.

**Рецепторные тирозинвые киназы.** Ферменты (ферментативные активности), связанные с рецепторами\* и осуществляющие фосфорилирование остатков тирозина в белках или осуществляющие

аутофосфорилирование (самофосфорилирование). Такой активностью обладают рецепторы эпидермального фактора роста (EGF), трансформирующих факторов роста (TGF), инсулина, инсулиноподобного фактора роста (IGF-I), цитокинов. Тирозинкиназной активностью обладают и некоторые вирусные онкобелки, кодируемые соответствующими вирусными онкогенами – гомологами генов, кодирующих клеточные рецепторы некоторых факторов роста (например, ген рецептора EGF гомологичен онкогену *erb-B*, а ген инсулинового рецептора – онкогену *v-ros*).

\*Относятся к рецепторам первого типа.

**Рецепторы\***. От лат. *recipere* – *получать, принимать* (*receptum* – *получение, взятие*). 1. В клеточной и молекулярной биологии особые мембранные, цитоплазматические или ядерные белки (а также сложные белковые комплексы), взаимодействующие с определёнными молекулами-лигандами. В качестве рецепторов могут выступать и элементы гликокаликса. *С помощью рецепторов клетки получают информацию об окружающей среде.* Рецепторы распознают сигнальные молекулы и функционируют как передатчики (проводники) сигнала внутрь клетки (например, рецепторы факторов роста, цитокинов, гормонов и нейромедиаторов) или участвуют в селекции молекул, поступающих внутрь клетки (специфический эндоцитоз). Связываясь с лигандами, рецепторы запускают каскад биохимических реакций, изменяющих состояние клетки. Показано, что необходимой предпосылкой активации для многих рецепторов является их физическое взаимодействие (пространственное сближение и спаривание). Различают семейства *гидрофильных* и *липофильных* рецепторов. Лигандами последних являются *стероиды* (глюкокортикоиды, минералокортикоиды и половые гормоны), *тиреоидный гормон* (тироксин) и *ретиноиды* (см. **Ретиноиды**). “Пустые” рецепторы этой группы обычно находятся в ядре в виде комплексов с белками теплового шока\*\*, а, связавшись со своими лигандами, освобождаются от них. Лиганд-рецепторное взаимодействие приводит к изменению конформации липофильных рецепторов, в результате чего они образуют димеры, обладающие повышенным сродством к ДНК. За счёт ДНК-связывающего домена (домен С) и сайт-специфического домена D активированные димеры рецепторов связываются с короткими симметричными участками ДНК, получившими название *гормон-респонсивные элементы* (HRE), и через них активируют гены-мишени (см. **Элементы гормонального ответа**).

Гидрофильные рецепторы относятся к интегральным мембранным белкам, связывающим в основном гидрофильные лиганды, самой разнообразной природы. По расположению в плазматической мембране трансмембранного домена различают группу *политопных* или “серпантинных” рецепторов и группу *монотопных* рецепторов. Различают также рецепторы, сопряжённые с G-белками, рецепторы, имеющие киназные домены, рецепторы, активируемые цитозольными

тирозинкиназами, рецепторы с фосфатазной активностью, цитокиновые (хемокиновые) рецепторы и “рецепторы-ионные каналы”, а также рецептор предсердного натрийуретического фактора. Рецепторы могут содержать в своей молекуле участки для связывания различных лигандов (например, различных факторов роста), т. е. быть мультифункциональными. Вместе с тем, к разным субъединицам одного и того же фактора роста существуют отдельные рецепторы (например,  $\alpha$  и  $\beta$ -рецепторы к субъединицам PDGF). Мультифункциональные факторы роста, например, TGF- $\beta$  осуществляет передачу сигнала через систему взаимодействующих друг с другом рецепторов. При этом рецептор типа-II непосредственно взаимодействует с лигандом, а затем фосфорилирует рецептор типа-I, который, в свою очередь, фосфорилирует по остаткам серина белка Smad 2 и Smad 3 (см. **Белки Smad**). В ходе эволюции у многих клеточных рецепторов выработалась способность связываться с одними и теми же ортостерическими лигандами (см. **Ортостерические регуляторы**). Так, например, один нейромедиатор может воздействовать на несколько подтипов рецепторов, каждый из которых при этом запускает свой каскад сигнальных молекул (звеньев), приводящих к различным биохимическим реакциям. Именно поэтому одно и то же вещество может использоваться организмом в различных целях.

2. В физиологии, рецепторы составные элементы специальных органов восприятия (органов чувств)\*\*\*. Они представляют собой концевые образования чувствительных нервных волокон с различной специализацией, например, фоторецепторы, хеморецепторы, барорецепторы и т. д. Органы зрения, слуха и обоняния принадлежат к *дистантным рецепторам*. Они передают мозгу информацию о процессах, явлениях и событиях, происходящих на расстоянии. Рецепторы, сигнализирующие о происходящем на поверхности тела, получили название *контактных рецепторов*. К ним относятся органы осязания и вкуса. Особую группу рецепторов составляют нервные окончания, воспринимающие боль (см. **Ноцицепторы**). Синоним – *акцепторы*.

\*Термин “рецептор” впервые ввёл в науку около 1910 г. немецкий учёный Пауль Эрлих (1854–1915) в рамках собственной “теории боковых цепей”. Для него это был химически определённый участок биомолекулы, способный соединяться с комплементарным участком природной или чужеродной молекулы.

\*\*В цитоплазме и ядре свободные (“пустые”) рецепторы липофильных гормонов находятся в составе *шаперонов* – крупных комплексов с белками теплового шока (например, hsp90 и *иммунофилином*), которые поддерживают удобную для связывания с лигандами форму этих рецепторов и ингибируют их гормональную активность.

\*\*\*Чувства человека и животных ограничены количественно и качественно (хотя истинное число их нам до сих пор неизвестно).

Мы не видим инфракрасных и ультрафиолетовых лучей, зато первые могут воспринимать змеи, а вторые – бабочки и пчёлы. Акулы, скаты, миноги и угри имеют специальные рецепторы, воспринимающие электрическое поле. Этим же чувством обладают утконосы, охотящиеся в мутной воде. А летучие мыши и дельфины вооружены ультразвуковыми сонарами.

**Рецепторы, активируемые пероксисомным пролифератором (PPARs).** Название, данное латентным факторам транскрипции, которые при активации перемещаются в ядро и связываются с промоторами генов, кодирующих рецепторы тиреоидных и стероидных гормонов, а также рецепторы ретиноевой кислоты. Эти ядерные рецепторы, в свою очередь, связываются с особыми элементами промоторов генов, кодирующих пероксисомные ферменты, что приводит к увеличению их содержания в пероксисомах и индуцирует процесс почкования последних (см. **Адиipoциты, Пероксисомы**).

**Рецепторы стероидные.** Транскрипционные факторы из группы кислых хроматиновых белков, локализованные в ядерном матриксе (скэффолде) и активирующиеся при связывании со стероидными гормонами (см. **Стероиды**).

**Рецептосомы.** От лат. *recipere* – *получать* и греч. *soma* – *тело*. Эндоцитозные везикулы, возникающие в результате адсорбционного пиноцитоза, не сливающиеся с лизосомами и освобождающие своё содержимое в другом мембранном компартменте, например, в аппарате Гольджи.

**Рецепция.** От лат. *recipio* – *принятие* (*recipio* < *re-cipio* – *принимать, впускать, получать*). Восприятие и преобразование энергии раздражителей в нервное возбуждение.

**Рецессивный.** От лат. *recessus* – *отступление*, *re-cessum* < *re-cedo* – *уходить, отступить*. Например, *рецессивный* признак, *рецессивный* аллель, или *рецессивный* ген – ген, проявляющийся только в гомозиготе, но подавляющийся доминантным геном в гетерозиготе. Например, к признакам, проявляющимся по рецессивному механизму, относятся такие хорошо известные внутриутробные аномалии развития у человека, как “волчья пасть”, “заячья губа”, микроцефалия, ихтиоз. Альбинизм – признак, также проявляющийся только у рецессивных гомозигот.

**Рецессивный аллель.** Аллель, фенотипическое проявление которого маскируется другим аллелем (доминантным) (аллель, не проявляющийся в гетерозиготе). Отсутствие проявления обусловлено отсутствием продукта аллеля или его инактивацией. Для проявления рецессивного признака необходимо наличие в генотипе двух рецессивных аллелей, т. е. состояние гомозиготности по данному гену.

**Рецессивно летальный аллель.** Аллель в гомозиготном состоянии, не совместимый с жизнью носителя.

**Рециклирование (рециркуляция).** От лат. *re* – *снова, вновь* и *cyclos* – *круг*. Процесс возвращения на клеточную поверхность рецепторов, интернализированных в составе лиганд-рецепторных комплексов. Однако

даже в отсутствие лигандов может происходить спонтанная интернализация рецепторов и последующее их возвращение на клеточную поверхность, что также обозначается как рециркуляция рецепторов. В то же время лиганды могут осуществлять своеобразную “сортировку” рецепторов, обеспечивая избирательную рециркуляцию одних, при сохранении на клеточной поверхности других рецепторов.

**Реципиент.** От лат. *recipio* (*recipere*) – *получать обратно, принимать*. Термин, использующийся в клинической и экспериментальной трансплантологии и биологии; обозначает организм, получающий от другого организма (донора) клетки, ткани или органы (и даже системы органов).

**Реципрокный.** От лат. *reciprocus* – *взаимный*. Обусловленный двусторонними взаимодействиями, или иначе, *сопряжённый*. Например, реципрокные (двусторонние) взаимодействия клеток, реципрокные отношения концентрации кальция (ионов  $Ca^{2+}$ ) и фосфора в крови, возникающие при паратиреоидэктомии (удалении паращитовидных желёз), когда понижение уровня кальция в крови ведёт к *реципрокному* повышению содержания фосфора. Термином *реципрокный* также можно описывать рефлекторные механизмы, обеспечивающие иннервацию взаимосвязанных групп скелетных мышц, участвующих в движениях, при которых сокращение одной группы мышц сопровождается *реципрокным* расслаблением другой группы мышц-антагонистов (сгибатели – разгибатели). Термин также используется для обозначения особой разновидности близкородственного скрещивания (*реципрокного скрещивания*).

**“Речевой ген” (“ген речи”)\*.** Чрезвычайно консервативный ген млекопитающих и даже, в целом, позвоночных животных, обозначаемый как *FoxP2*\*\* . У человека ген расположен на хромосоме 7. Ассоциируется с речевыми расстройствами, происходящими в результате его мутирования (был открыт в конце 90-х годов прошлого века). С 2001 года “дикая” форма гена у человека рассматривается как ген, отвечающий за формирование функции членораздельной речи (как ген вокализации и артикуляции, отвечающий за активность органов, участвующих в “производстве” речи.) Последовательность этого гена отличается от гомологичного гена шимпанзе по двум нуклеотидам, а кодируемый белок по двум аминокислотам. В 2013 г. было обнаружено, что ген *FoxP2* регулирует активность нескольких других генов\*\*\*, включая и ген, кодирующий белок *Srpx2*, который отвечает за формирование активирующих синапсов между нейронами именно в той части головного мозга у мышей, которая соответствует речевому центру человека. Таким образом, ген проявляет свою “речевую активность” путём формирования синапсов через белок-партнёр *Srpx2*, также связанный с нарушениями речи и, кроме того, с эпилепсией. В 2009 г. (Enard et al., Cell, 2009) в Институте Макса Планка (Лейпциг, Германия) были получены трансгенные “гуманизированные мыши”, в геном которых был подсажен человеческий

вариант гена *FoxP2*. В результате такие мыши стали громче издавать звуки тревоги (ультразвуковая вокализация), а их писк стал сложнее по содержанию. Установлено также, что “речевой ген” у грызунов изменяет активность нейронов в полосатом теле (*corpus striatum*), вовлечённом в процесс обучения (см. **Синаптическая пластичность**). В 2014 г. были получены экспериментальные данные, показывающие, что гуманизированные человеческой версией гена *Foxp2* мыши лучше обучаются в Т-образном лабиринте.

\*Образное, но, по-видимому, преждевременное и не очень точное название гена. Этот ген мутировал примерно 100 тысяч лет назад, т. е. тогда, когда, как считается, появился человек вида *Homo sapiens* (Gentilucci M., Corballis M. C., *Neuroscience and Behavioral Review*, 2006). Секвенирование геномов неандертальца и денисовского человека показало, что у них есть именно “человеческая” версия этого гена, а следовательно, могла быть и членораздельная речь, хотя доказать это невозможно.

\*\*Белок, кодируемый геном *FoxP2*, у шимпанзе отличается от мышинового белка только по одной аминокислоте. Ген *FoxP2* есть даже у крокодилов и у птиц. В 2006 г. было показано, что активность гена *FoxP2* в вокальном центре у взрослых певчих птиц сильно снижается во время пения (Teramitsu I, White S. A., 2006).

\*\*\*Ген кодирует фактор транскрипции – белок FOXP2. Предполагают, что в результате мутаций в гене *FoxP2* у представителей мутантной группы древней человеческой популяции могла измениться работа мозга в целом, что и ускорило эволюцию человека!

**Рианодиновые каналы.** От названия вещества растительного происхождения *рианодина*, вызывающего открытие кальциевых каналов. Выход кальция из внутриклеточных депо контролируется двумя типами каналов: *рианодиновыми каналами-рецепторами* и каналами-рецепторами, лигандами которых служит инозитолтрифосфат ( $IP_3$ ). Существуют различные изоформы этих каналов, но все они действуют сходным образом. При связывании  $IP_3$  с рецепторами каналов происходит их открытие и кальций выходит из цистерн СР в цитозоль по градиенту концентрации. Закрытие каналов связано с дефосфорилированием  $IP_3$ . Рианодиновые каналы были описаны сначала для саркоплазматического ретикулума (СР) – внутриклеточного кальциевого депо в клетках мышечной ткани, включая миокард. Затем оказалось, что эти каналы одинаковы для всех типов клеток. Синоним – *рианодиновые рецепторы*.

**Рианодиновые рецепторы (RyRs).** Кальций-зависимые рецепторные мембранные белки, представляющие собой *внутриклеточные* кальциевые каналы, обеспечивающие перенос ионов кальция (*кальциевый всплеск*) через мембрану эндоплазматического (саркоплазматического) ретикулума в цитозоль. Своё название рецепторы получили потому, что связывают растительный алкалоид *рианодин*, подавляющий их активность. Рианодиновые каналы – самые большие из известных

ионных каналов (по размерам составляющих их субъединиц превосходят другие ионные каналы в 10 раз) (см. **Калстабин**). Синоним – *каналы внутриклеточного высвобождения Ca<sup>2+</sup>*.

Обнаружено, что с риаодиновыми рецепторами связывается *триклозан* – соединение, широко использующееся в средствах гигиены (мыла, зубные пасты, гигиенические салфетки) как дезинфицирующее средство, что обуславливает его недопустимое побочное действие, которое выражается в парадоксальном ослаблении сократительной способности мышц, в том числе и сердечной мышцы.

**Риаптейк (реаптейк)**. От лат. *re* – *снова, вновь* и англ. *uptake* – *вертикальный канал* (тех.). Процесс обратного захвата нейроном медиатора после высвобождения его в синаптическую щель. Например, процесс захвата тормозного нейромедиатора гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК) запускает специальный её транспортёр белок GAT1 (ГАМК-транспортёр 1).

**Рибозимы**. От РНК и греч. *enzyme* – *закваска, фермент*. Каталитически активные рибонуклеиновые кислоты (молекулы РНК, обладающие ферментативными свойствами)\*, субстратами которых, в первую очередь, служат сами молекулы РНК или нуклеотиды. Другими словами, рибозимы – это ферменты, построенные исключительно из РНК и катализирующие различные биохимические процессы, в том числе и преобразование самой РНК (её разрезание\*\*, сшивание свободных концов и полимеризацию цепи). Только молекула РНК объединяет в себе два фундаментальных свойства – способность к репликации и способность к катализу. Отсюда, *рибозимы* – каталитические РНК, которые позволяют объяснить многие функции малых ядерных РНК (мяРНК) и мяРНК-частиц в ядре, а также функции рибосом, в которых сборку белков катализируют не только белки, а и рибосомные РНК (см. **Максизимы**).

Рибозимы рассматривают как своеобразные биохимические реликты, сохранившиеся в процессе эволюции с тех далёких времён, когда белки ещё не приобрели доминирующего значения как главные инструменты биохимических реакций. Рибозимы теоретически можно использовать в терапевтических целях для расщепления определённых мРНК, блокируя, тем самым, синтез соответствующих белков, хотя практические попытки реализации таких подходов пока оказались неудачными, например, в лечении рака молочной железы на поздней стадии. Синонимы – *РНК-энзимы, РНК-катализаторы*.

\*Со времени открытия функций нуклеиновых кислот считалось, что молекулы ДНК и РНК сохраняют и переносят генетическую информацию, а белки-ферменты обеспечивают каталитическую активность. Разделение функций у этих классов макромолекул на информационные и каталитические было основным принципом биохимии. И всё же Природа всегда оказывается сложнее, чем мы думаем. В действительности оказалось, что функции макромолекул могут пересекаться, и понятие *фермент* следует толковать более широко.

В 1982 г. Томас Кеч (или Чех, почему-то пишут также Сеч) (T. R. Cech) и Сидней Альтман (S. Altman), изучая свойства молекул РНК у *Tetrachymena thermophila*, обнаружили, что РНК могут катализировать свой собственный сплайсинг. Такие способные к автокатализу молекулы были названы “рибозимами” (Нобелевская премия по химии 1989 г.).

В связи с открытием каталитических свойств у молекул РНК лауреат Нобелевской премии 1980 года американский биохимик и биофизик Уолтер Гилберт\*\*\* (Gilbert W., р. 1932) написал в 1986 г. в журнале “Nature” следующие слова: “Вероятно, первой ступенькой в эволюции биологического мира стало появление молекул РНК, которые были способны катализировать процессы сборки самих себя в нуклеотидном бульоне”.

\*\*Эту активность можно использовать для специфического связывания и расщепления транскриптов, образующихся на повреждённых генах. Для этого необходимо вводить в конструкцию рибозима антисмысловые последовательности, комплементарные с мРНК-мишенью. Так, например, получено лекарственное средство рибозим “Herzyme”, которое может расщеплять мРНК *EGF* (мРНК эпидермального фактора роста).

\*\*\*Осуществил клонирование и введение в геном *E. coli* экспрессирующегося гена, кодирующего инсулин человека (Нобелевская премия была получена совместно с американским биохимиком Полом Бергом и английским биохимиком Фредериком Сенгером, уже обладателем Нобелевской премии 1958 года, полученной за расшифровку структуры молекулы инсулина).

**Рибонуклеаза Н.** Специфическая нуклеаза, атакующая только РНК в комплексах (гибридах) ДНК/РНК. Кодирована геномом ретровирусов и содержится в их вирионе.

**Рибонуклеазы.** Ферменты, расщепляющие РНК. Подразделяются на ферменты, расщепляющие одно- или двухцепочечные молекулы РНК, а также на *экзонуклеазы* (расщепляющие РНК с концов) или *эндонуклеазы* (расщепляющие молекулы РНК внутри цепочки).

**Рибосомы\*.** От названия *рибонуклеиновая кислота* и греч. soma – *тело* (термин появился в 1958 г.). Древнейшие универсальные внутриклеточные органоиды – молекулярные наномашинны, способные считывать генетическую информацию, закодированную в матричной РНК, в процессе “протягивания” её через тело рибосомы (между двумя её субъединицами) и синхронно переводить в аминокислотную последовательность синтезируемого полипептида, который в последствии свернётся в глобулу соответствующего белка. В одной клетке может находиться до 10 млн. рибосом. Рибосомы – главные компоненты системы биосинтеза белка в клетках, обеспечивающие фундаментальный биологический процесс, получивший название *трансляция*. Образно рибосомы называют “клеточными фабриками белка”. Эукариотические рибосомы состоят из двух субъединиц (малой и большой)

с коэффициентами седиментации 40S и 60S. В состав малой субъединицы входит 18 S РНК и 30–40 уникальных белков, а большая субъединица содержит 28 S, 5,8S, 5S РНК и 49–51 белок (в целом больше 1 млн. атомов!). В состав рибосом также входят двухвалентные катионы магния ( $Mg^{2+}$ ) и кальция ( $Ca^{2+}$ ), и некоторые полиамины (*кадаверин*, *путресцин*, *спермидин*) и диамин *диаминопропан* (см. **Полиамины**). Рибосомы могут быть цитоплазматическими (свободными или находиться в составе *полисом*) и связанными с мембранами эндоплазматического ретикулума (*эргастоплазмой*). Первые синтезируют белки для внутренних нужд клетки, а вторые – белки, идущие на “экспорт” (секреторные белки), а также ферменты лизосом и др. микросом. Образуются рибосомы в ядрышке (см. **Ядрышко**). У человека гены, кодирующие рибосомные РНК, располагаются на 13, 14, 15, 21 и 22 хромосомах, имеющих ядрышковые организаторы. Небольшие по размеру (120 н.п.) гены, кодирующие 5S РНК, локализуются в виде кластера повторов, главным образом, вблизи центромеры на длинном плече хромосомы 1, а также в виде меньших по размеру кластеров на 9 и 16 хромосомах. Всего таких повторов у человека может быть около 2000. Возможно, что у нас это самые древние гены (см. **Кластеры генов**).

Согласно представлениям академика РАН А. С. Спирина рибосомы, как частицы микромира (200 Å, или 20 нм), подчинены тепловому хаотическому движению и поэтому работают на принципе случайности, вылавливая “полезные (нужные) движения” из всех движений, происходящих в тепловом хаосе. (Огромное количество фактов говорит о том, что “живое” каким-то чудесным образом противостоит всему случайному!) Другими словами, рибосомы работают на принципе ожидания удачного момента для своего продвижения по “нити” мРНК, или её протягивания через себя. В рамках так называемой “синтетической биологии” уже получены полностью искусственные прокариотические (бактериальные) рибосомы (см. **Синтетическая биология**). Возможно, рибосомы – самые древние после мембран компоненты клетки. Считается, что рибосомы в процессе эволюции возникли уже на этапе существования “РНКовой жизни” (в первозданном “РНКовом мире”), когда белков с их многочисленными ферментативными функциями ещё не было, а роль катализаторов биохимических процессов играли рибозимы. Считается, что рибосомы уже были у гипотетического организма под названием LUCA (см. **ЛУКА, Рибозимы**). В начале 2013 г. российско-германская группа учёных опубликовала исследование (журнал “Nature Communications”), показывающее, что определённый белковый фактор, связывающийся с важным структурным элементом бактериальной рибосомы, стержнем L10/L12, имеет разную копийность (4, 6, 8 или даже 12 копий) у представителей разных таксономических групп, что позволяет исследовать природу эволюции рибосом.

Также показано, что рибосомы играют важную роль в поддержании в клетке гомеостаза ионов цинка ( $Zn^{2+}$ ), поскольку рибосомы – это *депо цинка*, где он входит в состав структурных белков.

\*Первые электронные микрофотографии рибосом (гранул) были сделаны в 1953 г. американским биологом румынского происхождения Джорджем Эмилем Паладом (Palade) и получили название *гранулы Паладе*. Позднее Робертсом (Roberts R. V., 1958) был предложен термин “рибосомы”, который быстро стал классическим и общепринятым.

**Рибосомы цитоплазматические.** Рибосомы, прикрепленные к цитоскелету, в отличие от рибосом гранулярного эндоплазматического ретикулума. Осуществляют биосинтез белков, потребляемых для нужд самой клетки. Различают одиночные рибосомы и рибосомы, “нанизанные” на “нить” матричной РНК, и представляющие собой полисомы.

**Рибофлавин.** От *рибозы* и лат. flavus – *золотисто-жёлтый*. Водорастворимый витамин жёлтого цвета группы В (витамин В<sub>2</sub>), которым наиболее богаты дрожжи, печень, почки.\* В рибофлавине азотистое основание (6,7-диметилизоаллоксазин) связано с остатком многоатомного спирта D-рибита, образующегося при восстановлении D-рибозы (откуда и произошло название витамина). Принимает участие в регуляции окислительно-восстановительных процессов и тканевом дыхании. Соединение рибофлавина с фосфорной кислотой называется флавиномононуклеотидом, который является активной группой окислительно-восстановительных ферментов, участвующих в переносе протонов ( $H^+$ ). Взаимодействуя с АТФ, образует коэнзимы – *флавинаденинмононуклеотид* и *флавинадениндинуклеотид*, которые входят в состав *флавинопотеинов*, таких как, цитохромредуктаза, оксидазы аминокислот, диафораза, глутатионредуктаза, ксантиноксидаза и др. Активируемая рибофлавином пиридоксалькиназа превращает *пиридоксин* в активную форму *пиридоксальфосфат*. Необходим для поддержания нормальной функции глаз, участвует в процессах синтеза гемоглобина и эритропоэтина. В норме синтезируется кишечной микрофлорой (см. **Флавины**).

\*Для промышленного производства рибофлавина используется грибок *Ermothecium ashbyii*, мицелий которого накапливает витамин в виде кристаллов.

**Ригидность.** От лат. rigide – *прямо, по прямой линии* (rigidus – *твёрдый, жёсткий, негибкий*). Термин, обозначающий негибкость, отсутствие пластичности чего-либо. Например, *ригидность* сосудистой стенки при атеросклерозе. В психиатрии – оцепенелость, неподвижность, окоченение. Например, *кататоническая ригидность* (каталепсия), при которой мышцы приобретают “воскообразное” состояние. Синонимы – *окоченелость, окоченение* (англ. rigidity).

**Ризины.** От греч. rhiza – *корень*. Грибные гифы, из которых состоит *гомф* – орган прикрепления таллома листоватых лишайников к субстрату (см. **Гомф**). В их образовании участвует не только коровый (внешний)

слой таллома, но и сердцевина (тяжи последней проходят по центру *ризины*).

**Ризогенный.** От греч. *rhiza* – *корень* и *genan* – *порождать*. Образующий корни. Синоним – *ризофорный* (несущий корни).

**Ризодерма.** От греч. *rhiza* – *корень* и *derma* – *кожа*. Эпидермальная ткань, располагающаяся на поверхности корня (в зоне всасывания) и осуществляющая избирательное всасывание почвенных растворов. Клетки ризодермы покрыты цитоплазматическими выростами – тонкими волосками, увеличивающими поверхность всасывания почти в 20 раз.

**Ризоиды.** От греч. *rhiza* – *корень* и *eidos* – *сходство, вид*. Волосковидные (корневидные, нитеобразные) образования у низших споровых растений, обеспечивающие прикрепление их к субстрату и всасывание воды и питательных веществ. Например, ризоиды лишайников прикрепляют талом к субстрату.

**Ризолин.** От англ. (resol)ution – *растворение, рассасывание* и греч. *protein* – *белок*. Белок, находящийся в хоботке у бабочек и закручивающий его в кольцо. Мышцы расправляют это кольцо, когда бабочка питается жидкой пищей, например, нектаром.

**Ризом.** От греч. *rhiza* – *корень*. Метаморфоз побега – подземный побег – *корневище*. В корневище запасаются питательные вещества, и у многих растений корневище служит для вегетативного размножения. На корневище формируются придаточные корни. Часто оно имеет метамерную структуру, т. е. структуру с узлами и междоузлиями (см. **Склероции**).

**Ризоморфы.** От греч. *rhiza* – *корень* и *morphe* – *форма*. Объединённые группы гиф, образующие продольные тяжи длиной в несколько метров и толщиной до нескольких миллиметров.

**Ризотаксис.** От греч. *rhiza* – *корень* и *taxis* – *расположение по порядку*. Термин относится к характеру (форме) расположения корней.

**Ризопластом.** От греч. *rhiza* – *корень* и *plastos* – *вылепленный*. Микрофибрилла, связывающая с ядром два взаимоперпендикулярных базальных тельца, лежащих в основании жгутика.

**Ризоподии.** От греч. *rhiza* – *корень* и *podos* (*pes*) – *нога*. Тончайшие ветвящиеся и анастомозирующие выросты (псевдоподии), проходящие через устье и поры раковин у фораминифер.

**Риккетсии\***. Инфекционные агенты – облигатные внутриклеточные паразиты, сходные с грамотрицательными бактериями. Обычные обитатели клеток у блох, вшей и клещей (поэтому риккетсиозы могут передаваться иксодовыми клещами). Патогенные формы поражают животных и человека. Вызывают ряд тяжёлых заболеваний, таких как пятнистая лихорадка Скалистых гор (клещевой риккетсиоз), марсельская лихорадка, лихорадка Q (ку-лихорадка), болезнь *цуцугамуши* (лихорадка речная японская, или *акамуши*), сыпной тиф\*\* и др.

\*Название дано по имени американского микробиолога Х. Т. Риккетса (H. T. Ricketts, 1871–1910).

**\*\***Возбудитель сыпного тифа был открыт чешским микробиологом С. Провачеком (1876–1915), в связи с чем, этот типовой вид рода риккетсий получил название *Rickettsia prowazekii*.

**Риккетсиозы.** От названия микроорганизмов *риккетсии* и греч. -osis – *состояние*. Группа инфекционных заболеваний человека, животных и птиц, вызываемая инфекционными агентами, получившими название риккетсии (см. **Риккетсии**).

**Рилизинг-гормоны (рилизиг-факторы).** От англ. release – *освободить*. Определённые участки нервной системы функционируют как эндокринные железы и вырабатывают гормоноподобные вещества (*нейрогормоны*), воздействующие специфически на органы-мишени. В частности, регуляторные факторы, секретлируемые определёнными клетками гипоталамуса, называются *рилизинг-гормонами*. Последние регулируют активность клеток аденогипофиза (передней доли гипофиза), вызывая освобождение соответствующих гипофизарных гормонов, откуда и получили своё название. Синоним – *либерины* (см. **Либерины**).

**Рилин.** От англ. reelin < reel – *шатание, колебание* и греч. protein – *белок*. Гликопротеин, отвечающий за множество функций, в том числе за формирование неокортекса (шестислойной коры) и других структур головного мозга в период фетального и раннего постнатального периодов развития. Однако и в ткани взрослого мозга регулирует позиционирование нейронов в процессе нейрогенеза. Стимулирует также развитие дендритов и дендритных шипиков, модулируя синаптическую пластичность. С геном, кодирующим этот белок, ассоциирована последовательность HAR1, называемая “горячей областью генома”, скорость эволюционных изменений которой у человека во много раз выше, чем у шимпанзе (см. **Зоны ускоренного развития у человека**).

**Риновирусы.** От греч. rhis (rhinos) – *нос* и virus. Вирусы, поражающие клетки слизистой оболочки верхних дыхательных путей, ответственные за возникновение простудных заболеваний. Растут лучше при температуре 33 °С, чем при 37 °С. По-видимому, поэтому они и обосновались в полости носа, а переохлаждение организма способствует их росту и возникновению простуды. Риновирусы отличаются высоким разнообразием серотипов, что резко снижает вероятность снижения заболеваемости с помощью вакцинации.

**Ринорея.** От греч. rhinos – *нос* и rheo – *теку, истекаю*. Наморк.

**Ринофор.** От греч. rhis (rhinos) – *нос* и phoros – *несущий*. Орган обоняния у моллюсков.

**Ринходонт.** От греч. rhinikos – *носовой* и odontos – *зуб*. Имеющий зубы на клюве.

**Ринхостом.** От греч. rhinikos – *носовой* и stoma – *рот*. Рот на хоботке у некоторых видов гельминтов.

**Ринхоцель (англ. rhynchocoel).** От греч. rhinikos – *носовой* и koilos – *полость*. Хоботное влагалище.

**Рифамицин.** Интеркалирующий, токсичный для эукариотических клеток, цитостатический антибиотик, способный встраиваться в двойную спираль ДНК и, тем самым, препятствующий репликации и транскрипции.

**Рифампицин.** Ингибитор бактериальной РНК-полимеразы. Как антибиотик используется для лечения туберкулёза. Синоним – *рифампин*.

**Рицин.** От лат. *ricinus* – *клещ*. Сильный белковый токсин, содержащийся в семенах клещевины\* обыкновенной *Ricinus\*\* communis*. Обладает ферментативной активностью (одна молекула убивает клетку; необратимо изменяя рибосомы, в результате чего подавляет биосинтез белка). Рицин проявляет своё действие не раньше, чем через 15 часов после попадания в организм, сначала вызывая геморрагии в сетчатке глаза, а затем тяжёлые расстройства кишечника и гемолиз эритроцитов. Обнаружить присутствие яда в организме потерпевшего не удаётся, поэтому яд использовался как идеальное средство для безнаказанных политических убийств\*\*\*. В настоящее время рицин используют для получения иммунотоксинов.

\*Из них же получают слабительное средство касторовое масло (в быту – *касторка*), обладающее сильным раздражающим действием на кишечник.

\*\*Название образовано из-за внешнего сходства семян клещевины с восточным клещом.

\*\*\*Методики были разработаны доктором Г. М. Марановским – своеобразным советским двойником фашистского врача-палача Йозефа Менгеле. Марановским была также разработана “таблетка правды” – препараты КС и КолаС, подавляющие волю человека и развязывающие его язык (см. *Скополамин*).

**Рицинолевая кислота.** От лат. *ricinus* – *клещ* и *oleum* – *масло*. Главная составная часть масла клещевины (касторового масла). Образуется путём гидроксирования олеил-КоА (олеиновой кислоты).

**РНК (RNA).** Рибонуклеиновая кислота. Важнейшая биологическая молекула, отличающаяся от ДНК сахаром (в сахарофосфатном остове содержится рибоза, откуда и произведено название) и одним основанием (вместо *тимина* – *урацил*)\*. РНК – молекула, обладающая множеством функций, от хранения информации (**РНК-содержащие вирусы**) до катализа (рибозимы). В современных организмах РНК выступает в качестве посредника – транслятора информации, связывающего между собой ДНК и белки. Поэтому такие молекулы РНК называются информационными РНК (иРНК). Именно такая РНК переводит триплетный код ДНК в последовательности аминокислот в белках в процессе синтеза белка на рибосомах. Но и сами рибосомы образованы несколькими молекулами РНК, создающими опорный остов рибосомы и осуществляющими ферментативные функции. При этом молекулы адаптерных или транспортных РНК (тРНК) буквально вылавливают аминокислоты из цитозоля и доставляют их на рибосомы к месту синтеза

полипептидных связей. Практически все основополагающие биологические функции в клетке происходят при участии РНК. Например, репликация ДНК начинается с синтеза коротких “затравочных” РНК – РНКовых праймеров, предоставляющих для ДНК-полимераз свободный 3'-ОН конец. Кроме того, РНК может служить матрицей для синтеза ДНК (обратная транскрипция) при переносе транспозонов или встраивании в геном ретровирусов, а также при синтезе хромосомных теломер (РНКовая матрица теломеразы). Многие ферменты для активации нуждаются в присутствии небольших молекул РНК. Сама РНК может катализировать собственные преобразования (*процессинг* и *сплайсинг* матричных РНК), а также удлинение своей цепи. Наконец, РНК может быть катализатором химических реакций наподобие белковых ферментов (см. **Рибозимы**). В составе сложных молекулярных комплексов – *сплайсосом*, обеспечивающих процесс созревания первичных РНК, присутствуют небольшие молекулы РНК. В настоящее время уже стал общеизвестным факт *переписывания* в различные молекулы РНК практически восьмидесяти процентов ядерной ДНК в клетках. Кроме того, также общепринято считать, что при зарождении жизни РНК предшествовала ДНК и белкам\*\*.

\*Тимин синтезируется из урацила, путём метилирования по пятому атому пиримидинового кольца, т. е. РНКовый компонент предшествует ДНКовому.

\*\*За открытие примечательных свойств РНК Томас Сеч (Thomas Cech) и Сидни Альтман (Sidney Altman) в 1989 г. получили Нобелевскую премию.

**РНК-интерференция (РНКи, RNAi).** От лат. *inter* – *между*, *взаимно* и *ferio* – *ударять*, *убивать*, *поражать*. Древнейший клеточный защитный механизм, называемый “механизмом глушения генов” или “генетическим выключателем”. Лежит в основе особой физиологической системы регуляции генной активности, обнаруженной в эукариотических клетках\* и позволяющей избирательно “выключать” гены на посттранскрипционном уровне. Считается, что механизм появился в процессе эволюции для защиты клеток от вирусов (защиты клеток от экспрессии чужеродных РНК и ДНК). Выключение экспрессии генов происходит в результате активации молекулярного механизма, при котором двухцепочечные РНК (дцРНК, dsRNA – чужеродные или “неправильные” дуплексы) расщепляются с помощью специальной РНК-эндонуклеазы (**Dicer**) на фрагменты длиной 21–25 нуклеотидов, называемые *короткими интерферирующими РНК* (*киРНК* или *РНКи*, англ. *siRNA* и *RNAi*)\*\*. Эти короткие двухцепочечные РНК в дальнейшем превращаются в одноцепочечные фрагменты и одна из цепей (антисмысловая) связывается со специальными белками (комплексом белков, называемом **Аргонавт** (Argonaute)) с образованием *РНК-индуцированного сайленсингового комплекса* (RISC)\*\*\*. Образующийся комплекс RISC в дальнейшем “проводит сканирование” различных

молекул РНК в клетке и с помощью киРНК, выступающей в роли “детектора”, находит комплементарную последовательность в нужной мРНК (РНК-мишени) и эффективно её расщепляет. Поскольку РНКи – высокоспецифичные молекулы, они приводят к практически полной деградации мРНК определённого вида и, тем самым, “выключают” синтез конкретного белка. Следует подчеркнуть, что транскрипция целевого гена при этом полностью сохраняется. Таким образом, наряду с хорошо известными механизмами регуляции экспрессии генов на уровне транскрипции, существует способ изменения экспрессии путём деградации уже синтезированных молекул мРНК. Примечательно то, что в экспериментальных условиях РНК-интерференция позволяет выключать гены поодиночке и даже группами и, тем самым, выяснять их функции в геноме (*метод функциональной инактивации*). Этот метод был использован для инактивации почти 95 % генов у элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*). В настоящее время это единственный метод широкомасштабного и прямого анализа функций генов человека при изучении их фенотипических свойств на клеточном уровне. Кроме того, РНК-интерференция не только новый высокоэффективный метод научных исследований, но и новый принцип лекарственной терапии многих заболеваний, где для лечения требуется “выключение” какого-либо неправильно работающего гена, например, гена обуславливающего высокий уровень холестерина в крови (см. **пиРНК**). Синонимы – “глушение” генов, “сайленсинг” (silencing) генов.

\*Явление было открыто в начале 90-х годов на петуния цветоводами, которые пытались улучшить товарные свойства растения (окраску лепестков), внедряли ген, отвечающий за синтез красного пигмента. А в результате получили почти полное обесцвечивание цветков. В 1998 г. подобный эффект был обнаружен и у круглого червя-нематоды двумя американскими учёными Эндрю Файером (Andrew Z. Fire) и Крейгом Меллоу (Craig C. Mello), которые экспериментально продемонстрировали возможности “выключения” отдельных генов с помощью искусственно синтезированных киРНК, а в 2006 г. получили за эту работу Нобелевскую премию по физиологии и медицине.

\*\*Эндонуклеазу называют Дайсер (от англ. Dicer – *игрок в кости*); она направленно реагирует на двухцепочечные РНК, как на чужеродные. Для обозначения коротких интерферирующих РНК в англоязычной литературе используются аббревиатуры от следующих названий: small temporal RNA (stRNA), small (short) interfering RNA (siRNA) и micro-RNA (miRNA).

\*\*\*RISC – аббревиатура от англ. понятия RNA induced silencing complex.

**РНК-надзор.** Клеточный механизм, контролирующий “качество” молекул матричной РНК и других видов РНК. Процесс контроля осуществляется специальными белками (молекулярными ансамблями) и разделён на несколько этапов, протекающих как внутри, так и вне ядра.

Первый этап проходит сразу после транскрипции и осуществляется надзорным комплексом (*экзосомой*), состоящим из 10 белков (*surveillance machinery by the protein RNPS1*), выявляющим и уничтожающим так называемые “бессмысленные” РНК\*. Второй этап протекает после связывания мРНК с адаптерными белками, направляющими мРНК к ядерной поре, и такой ассоциат взаимодействует с белками порового комплекса (белками-“привратниками”) – *Mrp/Trg* контроль. Неправильно синтезированные мРНК разрушаются прямо на ядерной поре (см. **Ядерный поровый комплекс**). мРНК, попавшую в цитоплазму, проверяют ещё несколько надзорных комплексов, не допускающих трансляцию с некачественных мРНК, например, белок *staufen* (*SMD*), вызывающий распад мРНК. Транспорт из ядра некодирующих РНК (*Nuclear RNA export*) также сопряжён с контролем качества таких РНК.

\*мРНК, приводящие к синтезу нефункциональных фрагментов белков. У таких мРНК может быть лишний стоп-кодон или, напротив, отсутствует стоп-кодон.

**РНК-полимераза.** Фермент (точнее, “молекулярная машина”), осуществляющий синтез РНК на матрице ДНК (фермент транскрипции, катализирующий синтез мРНК на матрице ДНК). Не нуждается в праймере и не способна исправлять ошибки (не обладает, в отличие от ДНК-полимеразы 3'→5' экзонуклеазной активностью), в результате чего синтез РНК идёт со значительно большим числом ошибок, чем синтез ДНК. В то же время сама РНК-полимераза может останавливаться при повреждении ДНК, что служит знаком для включения систем репарации ДНК. Считается, что для перемещения РНК-полимеразы по матрице ДНК не требуется специальных источников энергии, поскольку для этого достаточно тепловых движений молекул. Скорость присоединения нуклеотидов РНК-полимеразой от 10 до 50 в секунду. Регуляция активности РНК-полимеразы осуществляется при участии многочисленных транскрипционных факторов, регуляторных последовательностей ДНК – энхансеров и сайленсеров, а также при участии самой синтезируемой молекулы РНК, которая может сворачиваться определённым образом и взаимодействовать с РНК-полимеразой, ускоряя, замедляя или останавливая процесс транскрипции. Синоним – *ДНК-зависимая РНК-полимераза*.

В 2001 г. в журнале *Science* были опубликованы кристаллографические картинки, на которых показана структура и локализация РНК-полимеразы и всех транскрипционных факторов с разрешением 2–3 ангстрема в процессе транскрипции у эукариот (что особенно важно!). Работа принадлежит Роджеру Корнбергу (*Roger Kornberg*) из Стенфордского университета (США). За неё в 2006 г. он был удостоен Нобелевской премии по химии.

**РНК-посредник.** Копия гена (ДНК-последовательности), превращённая в процессе транскрипции в РНК, способная обратно транскрибироваться в кДНК, или в ретротранскрипт.

**Робастность.** От англ. *robust* – *крепкий, здоровый, сильный*. В общем смысле – способность живой системы или биологического сообщества противостоять резким изменениям окружающей среды. Способность восстанавливать свои функции в биогеоценозе после чрезвычайно сильных (стрессовых) антропогенных или естественных воздействий.

**Робертсоновские транслокации (слияния).** Хромосомные аномалии, вызванные центрическим слиянием различных хромосом\*. Обозначаются символом “*rob*”, а затем указывают номера хромосом и их слившиеся плечи. Например, в кариотипе 46, XY, *rob* (13q,14q) произошло центрическое слияние длинных плеч 13-й и 14-й хромосом. Робертсоновские транслокации имеют эволюционное значение в ходе образования видов, так, например, вторая хромосома у человека возникла путём слияния 12-ой и 13-ой хромосом шимпанзе. Синдромы Дауна или Патау могут также возникнуть в результате робертсоновской транслокации (см. **Синдром Дауна, Синдром Патау**).

\*Робертсон У. (W. Robertson) обнаружил в 1911 году у одного из видов прямокрылых метацентрическую хромосому, соответствующую двум акроцентрическим хромосомам другого вида, и пришёл к заключению, что в ходе эволюции метацентрики могут возникать при слиянии акроцентриков. Такие слияния целых плеч хромосом и получили название *робертсоновские транслокации*.

**Робовирусы.** От англ. *rodent* – *грызун* и *borne* (*bear*) – *нести, переносить*. Вирусы грызунов. К ним относятся, например, хантавирусы (см. **Хантавирусы**).

**Род (Genus).** Множественное число *Genera*. Основная надвидовая таксономическая категория. В роды объединяются филогенетически близкородственные виды. Названия родов относятся к *униноминальным*, т. е. обозначаются одним латинским словом, например, все человекообразные относятся к роду *Номо*.

**Родопласты.** От греч. *rhodon* – *розовый (роза)* и *plastos* – *нечто вылепленное, сформированное*. Пластиды красный водорослей, в которых хлорофилл маскируется каротиноидами и фикобилинами (см. **Фикобилины**).

**Родопсин.** От греч. *rhodon* – *розовый (роза)* и *opsis* – *зрение*. Зрительный пигмент\* (пурпур), обеспечивающий чувствительность сетчатки глаза к световым квантам и представляющий собой комплекс ретиналя (*ретинена* – производное витамина А) и белка *опсина* (родопсин – окрашенный пигментом белок – белковый фоторецептор). Окраска *родопсина* обусловлена ретиналем (см. **Ретиналь, Бактериородопсин**).

\*Комплекс родопсин локализуется в мембранных дисках палочек сетчатки и относится к семейству “серпантинных рецепторов” (см. **“Серпантинные рецепторы”**).

**Родословная (педигри).** Перечень поколений одного рода с установленной степенью родства. Родословные используются в генетике для прослеживания признаков (чаще неблагоприятных) в ряду поколений

(см. **Генеалогия**). Английский эквивалент родословной – *pedigree*, происходит от фр. выражения “*pre de grue*”, означающего “*лапа журавля*”, поскольку линии на родословных, соединяющие родителей и детей, напоминают птичью лапку.

**Родственные тРНК.** тРНК, которые узнаются определённой аминокислотой-тРНК-синтетазой.

**Родственный отбор.** См. **Кин-отбор**.

**Розацея.** От лат. *rosa* – *роза* (цветок). Стойкое покраснение лица.

**Ро-независимые терминаторы\*.** Сайты в ДНК, на которых РНК-полимераза прекращает транскрипцию в отсутствие  $\rho$ -фактора (см. **Ро-фактор**).

От греч. буквы  $\rho$  (ро).

**Ронхопатия.** От греч. *rhonchos* – *хрип* и *pathos* – *страдание*. Акустический феномен, возникающий во сне, в результате вибрации мягких структур глотки при прохождении струи воздуха через дыхательные пути. Основным симптомом синдрома обструктивного апноэ сна (СОАС) (см. **Обструкция, Апноэ**). Синоним – *храп* (англ. *snore*).

**Ропалии.** От греч. *rhopalon* – *дубинка*. Видоизменённые (укороченные) щупальца, расположенные симметрично по краю зонтика у сцифоидных медуз (обычно их 8), называемые также *краевыми тельцами*. Представляют собой своеобразные органы чувств, отвечающие за равновесие (представлены *статоцистами*, содержащими *статолиты*) и зрение (глазки). Ропалии непосредственно связаны с сенсорными нейронами нервного кольца медузы и играют роль своеобразных *пейсмейкеров*, стабильно поддерживающих частоту плавательного ритма медузы (см. **Пейсмейкер**).

**Роптрии.** От англ. *rope* – *канат, верёвка* и греч. *treis* – *три*. Субмикроскопическая структура у токсоплазмы, отходящая от *коноида* (см. **Коноид**).

**Ростральный.** От лат. *rostrum* – *клюв, носовая часть корабля\**. В нейробиологии, то же самое, что *передний, лежащий впереди* (см. **Каудальный**).

\*Вспомните, *ростральные колонны* на Васильевском острове в Санкт-Петербурге.

**Рострум.** От лат. *rostrum* – *клюв, носовая часть корабля*. Клювовидный выступ. 1. Удлинённый предноздревой отдел черепа у позвоночных (например, череп с рострумом у усатых китов). 2. Выrost верхней челюсти у рыбы-пилы или осетровых рыб, позволяющий им находить пищу на дне под слоем песка и ила. На роструме локализуются электрорецепторы – бугорковые рецепторы, отличающиеся от ампул Лоренцини у акул (см. **Ампулы Лоренцини**). 3. Выступающая носовая часть головогрудного щитка экзоскелета у речного рака. У креветки “*Дональда Дакка*” непропорционально большой рострум. 4. Известковый рожок раковин моллюсков. 5. Различные анатомические образования, напоминающие по форме клюв, такие как рострум мозолистого тела

(*corpus callosum*) или роострум *базисфеноида* (тела клиновидной кости). Рострулум (*rostrulum*) – маленький роострум, клювик.

**Ротавирусы\*** (род *Rotavirus*, семейство *Reoviridae*). От лат. *rôta* – *колесо\*\**. Основной этиологический агент острых инфекционных гастроэнтеритов у птиц, млекопитающих и человека. Эпидемиологами установлено, что патоген служит главной причиной острой профузной диареи у детей до 5 лет и передаётся воздушно-капельным путём или при контакте с заражёнными предметами. Ротавирус тотально поражает эпителий слизистой оболочки кишечника, что приводит к обезвоживанию организма, вплоть до наступления шока. Вирион ротавируса имеет трёхслойную белковую структуру в виде сферы  $\varnothing \sim 75$  нм, обладающей икосаэдрической симметрией с триангуляционным числом Т-13. Геном вируса представлен одиннадцатью сегментами двухцепочечной РНК, каждый из которых является отдельным геном. Всю совокупность белков вируса подразделяют на две группы – структурные (VP – *viral proteins*) и неструктурные (NSP – *non structural proteins*) белки, отвечающие за формирование оболочек вируса, его антигенные свойства, а также за репликацию РНК и патогенность. Репликация и сборка вирусных частиц происходит в цитоплазме заражённой клетки.

\*Идентифицированы в 1950 г. как причина вирусного гастроэнтерита у мышей.

\*\*Вирусные частицы, обнаруженные в 1973 г. Рут Бишоп и соавторами (Ruth Bishop et al., 1973), под электронным микроскопом по виду напоминают колесо с широкой ступицей, короткими спицами и хорошо очерченным ободом, откуда и было произведено название.

**Ротарсы.** От лат. *rotare (roto)* – *вертеть, кружить, вращать*. Предки крокодилов, жившие в Триасе. Превосходили динозавров по разнообразию строения тела, способам питания и типам местообитания.

**Ротаторы.** От лат. *rotare (roto)* – *вертеть, кружить, вращать (rotatio – круговое движение)*. Мышцы, осуществляющие поворот конечности в каком-либо суставе. Ротаторы, вращающие конечность наружу, называются *супинаторы*, а вращающие внутрь – *пронаторы*.

**Ротация.** От англ. *rotation – вращение, чередование* < лат. *rotatio – круговое движение*. 1. Вращение\*. 2. Чередование факторов, смена культур, севооборот (англ. “*rotation of crops*”).

\*Процесс вращения определил название коловраток (*Rotatoria*).

**Ро-фактор ( $\rho$ -фактор).** Специальный белок, способствующий прекращению транскрипции в определённых  $\rho$ -сайтах ( $\rho$ -зависимых сайтах) у *E. coli*. Его действие подавляется белком *антитерминатором*.

**Рофеоцитоз\*.** От греч. *rophein – глотать (ropheo – втягиваю)*, *kytos – клетка* и *-osis – состояние*. Ток (поток, движение) через биологические мембраны твёрдых частиц путём образования глубоких инвагинаций клеточной поверхности и отделения от них ультрамикроскопических пузырьков. Рофеоцитоз характерен для многих типов клеток, но особенно

выражен у макрофагов, гистиоцитов, клеток эндотелия и клеток щёточной каёмки. Синоним (англ.) – *membrane flow* – буквально, *истекание*.

\*Термин предложил в 1958 г. французский гистолог и цитолог Анри Поликар (A. Policard, 1958).

**Рудименты.** От англ. rudiment – *зачаток* < лат. rudimentum – *начало, первооснова, зачаток*. Буквально, остаток, след. 1. Анатомические структуры или органы, упрощённые или находящиеся в зачаточном состоянии (недоразвитые) по сравнению с гомологичными структурами предковых или близких форм организмов. В процессе *филогенеза* рудименты утрачивают своё основное назначение, хотя и закладываются в ходе раннего *онтогенеза* (зародышевого развития). Классические примеры рудиментов – тазовые косточки, отсутствующих задних конечностей у китов\*, рудиментарные когтеобразные задние “ноги” у примитивных змей – питонов и удавов, зачаточные глаза у крота, слепушонка и протeya, или копчиковые позвонки, ушные мышцы и мышцы носа у человека. Сюда же относятся “зубы мудрости”, морганьевы желудочки в гортани человека\*\*, дарвинов бугорок на ушной раковине, мигательная перепонка глаза, сегментация продольных мышц живота, а также соски у мужчин и волосы на теле\*\*\*. Почему-то к рудиментарным органам относят и червеобразный отросток слепой кишки (*аппендикс*), у которого есть явная и нужная физиологическая функция запасного стока (хранилища) кишечной микрофлоры в случае диареи, а также функция лимфоидного органа. У нелетающих современных птиц сохранены крылья, а у ископаемой морской змеи мелового периода *Pachyrhachis problematicus*, возрастом 98 млн. лет, обнаружены маленькие задние конечности без тазового пояса и пальцев стопы. Рудименты отличаются от *атавизмов* наличием у всех особей вида (см. **АТАВИЗМЫ**). Синоним (лат.) – *vestigium* – *след (trace), остаток* (эмбриональный рудимент, дегенеративный остаток, присутствующий у эмбриона или плода).

2. Термин “рудимент” используется также в клеточной биологии (цитологии) для обозначения “затравочных матриц”, как источников информации, лежащих в основе образования внутриклеточных органелл, которые не могут быть созданы полностью *de novo*.

\*Теперь мы знаем, что предки китов и дельфинов лишились задних конечностей из-за изменений в гене *sonic hedgehog* (см. **Ген “Sonic hedgehog” (Shh)**).

\*\*У самцов орангутангов эти желудочки образуют большие гортанные мешки, представляющие собой резервуары с воздухом и резонаторы звуков.

\*\*\*Согласно учебнику К. Вилли и В. Детье, Биология, “Мир”, Москва, 1974, стр. 236, у человека насчитывают свыше 100 таких рудиментарных структур?

**Ру-клетки.** Клетки, трансформированные под действием вируса полиомы.

**Руптура.** От лат. *rupture* – *грыжа* < *ruptor* – *разрушитель* (англ. *hernia* – *грыжа*). Выпячивание органа или его части через отверстие в межмышечных пространствах под кожу. Например, абдоминальные грыжи – выпячивание органов брюшной полости (кишок).

**Рутин.** От лат. *rutinus* – *приготовленный из руты*. Природное физиологически активное соединение гли(ю)козид (3-рамноглюкозид *кверцетина*)\* из группы флавонолов (флавоноидов). Содержится в листьях руты, чайного куста, гречихи и некоторых других растений. Относится к группе витаминов и используется вкуче с аскорбиновой кислотой (препарат аскорутин\*\*) для укрепления сосудистой стенки (капилляроукрепляющее средство, устраняющее повышенную проницаемость капилляров). Синонимы – *рутозид, витамин Р, цитрин* (см. **Цитрин**).

\*Содержит сахарный остаток *рутинозы* (дисахарида, состоящего из остатков глюкозы и рамнозы).

\*\*Используется в комплексной терапии при гемморагическом диатезе, трофических нарушениях и язвах кожи, варикозном расширении вен и хронической венозной недостаточности.

*“Человеческий ум, поднявшийся до  
новой идеи, никогда не вернётся в своё  
первоначальное состояние”.*

Оливер Вендел Холмс

## С

*“Прогресс создаётся молодыми учёными,  
ставящими опыты, о которых старые учёные  
говорили, что у них ничего не выйдет”.*

Ф. Вестхаймер

**Сагамицин.** Аминогликозидный антибиотик, синтезируемый штаммом *Micromonospora sagamensis*, откуда и получил своё название. Представляет собой продукт метилирования гентамицина C<sub>1α</sub> (см. **Аминогликозиды**).

**Сагиттальный.** От лат. *sagitta* – *стрела, ланцет*. В анатомии, располагающийся в плоскости, имеющей передне-заднее направление (образно, в направлении выпущенной из лука стрелы). Например, *сагиттальный* разрез (*сагиттальная* плоскость разреза – плоскость, делящая тело продольно на две равные части). В томографии головного мозга *сагиттальное сечение* – сечение, проходящее параллельно срединному (медиальному) разрезу мозга. *Мидсагиттальное сечение* – срединное сагиттальное сечение, например, сечение по срединной линии головного мозга разделяет его на два полушария. Если сечение идёт точно по середине, то синоним – *медиальный*.

**Сайленсер.** От англ. silencer – *успокоитель, глушитель* (silence – *молчание, тишина*). 1. Регуляторная последовательность ДНК, заставляющая ген “замолчать”. Иначе, “глушитель гена”. В генной инженерии используют для “нокаутирования генов”. 2. Сайленсеры – белки, подавляющие транскрипцию.

**Сайленсинг.** От англ. silencing (silence) – *молчание, тишина, безмолвие*. Процесс *подавления* транскрипционной активности генов (специфическое подавление экспрессии какого-либо гена, его транскрипционное “глушение”). В основе сайленсинга, кроме механизма негативной регуляции транскрипции с помощью ингибиторных белков, лежит процесс *эпигенетической инактивации генов* (метилирование по цитозину ДНК и метилирование, а также отсутствие ацетилирования гистонов H3 и H4). Такое состояние “выключенности” генов, однажды возникнув, передаётся в последующих поколениях клеток. Поэтому оно называется *эпигенетически наследуемой инактивацией*. Сайленсинг также может осуществляться при действии малых интерферирующих РНК (см. **РНК–интерференция**). Синоним – “*генетическое молчание*”\*.

\*Примерами “*генетического молчания*” могут служить отсутствие активности прицентромерного (конститутивного) гетерохроматина, инактивация X-хромосомы (факультативный гетерохроматин) у млекопитающих, инактивация геномов у некоторых насекомых, Polycomb-зависимая инактивация у дрозофилы.

**Сайт.** От англ. site – *местоположение, участок*. Специфический участок (последовательность нуклеотидов) в ДНК.

**Сайт инициации.** Начало транскрибирующегося участка ДНК, соответствующего первому основанию, включающемуся в РНК. Синоним – *стартовая точка, иницирующий сайт*.

**Сайты замещения.** Кодоны в гене, мутации в которых приводят к замещению одной аминокислоты на другую аминокислоту.

**Саккады.** От фр. saccade – *внезапная остановка лошади*. Быстрые, большие, произвольные и строго согласованные движения глаз, когда человек следит за перемещающимися в пространстве предметами. Другими словами, саккады – это изменения положения точки фиксации глаз\*. По-французски это слово также означает “хлопок паруса на ветру”. В экстремальной ситуации, когда человек сильно взволнован, *саккад* много, и они имеют большую амплитуду. Выделяют ещё и *микросаккады* – фиксационные движения глаз, относящиеся к произвольным движениям глаз. Нейрофизиологами обнаружена нейронная активность в определённых зонах коры головного мозга, коррелирующая с этими микродвижениями глаз, которые вовсе не случайны и зависят от того, что зрительно воспринимается человеком. Отсюда следует, что микросаккады могут стать “окном” в наши мысли, если мы научимся их читать. Они указывают то, на чём мы втайне фиксируем своё внимание, даже если пытаемся отводить взгляд в сторону. Поэтому микросаккады

с головой выдают наши скрытые подсознательные желания и наши тайные помыслы.

\*Движения глаз могут выполнять и иные функции, в частности, социальные. За один день человек обычно совершает около 120 тысяч саккадических движений.

**Саккадический.** От фр. *saccade* – *внезапная остановка лошади*. Отрывистый, двигающийся толчками, перемещающийся от точки внезапной остановки до следующей остановки.

**Саккулюс.** От лат. *sacculus* – *мешочек* < *saccus* – *мешок, сак, сумка*. Мешочек преддверия, из которого формируется часть внутреннего уха – улитка (*cochlea*) (см. **Лагена**).

**Саккулярный.** От лат. *saccus* – *мешок, сумка\**. Мешкообразный, имеющий форму мешка.

\*Вспомните название французской дорожной сумки с замками “*sac de voyage*” – *саквояж*, где *sac* – *мешок*. В связи с мешкообразным телом корнеголовый усконогий рак, паразитирующий на морских крабах, носит название Саккулина (*Sacculina carcini*).

**Саклинг рефлекс.** От англ. *suckling* (*sucker*) – *сосунок*. Один из главных врождённых рефлексов у новорождённых, обеспечивающий их выживание в период грудного вскармливания. Этот термин психологи и физиологи также используют для обозначения определённого уровня незрелости нервной системы у человека, сохраняющего не угасшим младенческий рефлекс сосания. Проявляется он в форме пагубной привычки курения, связанной не только с наркотической зависимостью от никотина, но и удовлетворяющей не угасший с возрастом “саклинг рефлекс”. Эта привычка становится навязчивым ритуалом, за которым курящий человек часто скрывает свою неуверенность и нуждается в паузах, предоставляемых самим ритуалом курения. Таким образом, курение, как псевдосимвол мужества, никакого отношения не имеет ни к мужеству, ни к “мачизму”, как нарочитой, гипертрофированной форме мужества.

**Сакральный\***. От греч. *sakral* (лат. *sacrum*) – *крестцовый* (*os sacrum* – *крестец, крестцовая кость*). Относящийся к крестцу, находящийся рядом с крестцом. Например, центр эрекции у мужчин располагается в сакральном отделе (сакральный центр).

\*Другое значение слова *сакральный* связано с лат. *sacer* (*sacra*) – *святой, священный*.

**Саливация.** От лат. *saliva* (сродни греч. *sialon\**) – *слюна*. Слюноотделение. В полость рта впадают протоки трёх пар крупных слюнных желёз: околоушных, подчелюстных и подъязычных, а также множества мелких желёз, находящихся на поверхности языка и слизистой оболочке нёба и щёк.

*Саливанты, саливаторы* – вещества (средства), вызывающие (стимулирующие) образование слюны.

\*Sialon > sialic, откуда образовано слово *сиаловый* (например, сиаловые кислоты).

**Салициловая кислота.** От лат. salix (salicis) – *ива*. Орто-оксибензойная кислота – соединение ароматического ряда; обладает антисептическими свойствами. Играет роль растительного гормона, активирующего, наряду с жасмоновой кислотой, системную реакцию растений на заражение патогенами с целью предотвращения последующих атак патогенов.

**Сальмонелла (Salmonella)\*.** Род неспороносных кишечных палочковидных грамотрицательных бактерий, подвижных аэробов (несут жгутики), не ферментирующих лактозу, но продуцирующих сероводород (H<sub>2</sub>S). Многие из сальмонелл патогенны для человека и животных (например, у человека вызывают брюшной тиф (*Salmonella typhi*) и паратиф). Сальмонеллы способны проникать в клетки кишечного эпителия, печени и селезёнки (см. **Секреторная система бактерий**), а также перестраивать изнутри фагоцитирующие клетки (нейтрофилы и дендритные клетки), изменяя мембрану эндоцитозной вакуоли таким образом, что она становится неспособной сливаться с мембраной лизосом, в результате чего вакуоли становятся надёжным местом укрытия для бактерий. Различают три вида инфекций, вызываемых сальмонеллами, – брюшной тиф, энтероколит и септицемия, имеющих свой патогенез.

\*Название образовано от имени американского патолога Сальмона Д. Э. (Salmon D. E.).

**Сальмонеллёз.** Острая кишечная инфекция, вызываемая сальмонеллами (*Salmonella enterica*, *Salmonella typhi*). Характеризуется лихорадкой, общей интоксикацией и нарушениями функций кишечника (диарея, рвота). Интересно отметить, что сальмонеллы погибают при температуре 38° С. Поэтому птицы, например, перепела, у которых температура тела 42° С не болеют сальмонеллёзом.

**Сальпингит.** От греч. salpinx (salping) – *труба* и “ит” (itis) – суффикса, указывающего на воспаление. 1. Воспаление маточных (фаллопиевых) труб. Синоним – *аднексит*. 2. Воспаление слуховых (евстахиевых) труб. Синоним – *сиринксит*.

**Сальпингоофорит.** От греч. salpinx – *труба*, oophoron – *яичник* и “ит” (“itis”) – суффикса, указывающего на воспаление. Воспаление маточных труб и яичника. Синоним – *аднексит*.

**Сальтаторный.** От англ. saltatory – *прыгающий, скачущий* < лат. saltatio – *танцующий*. Скачкообразный, резко меняющийся. Движения в виде пляски при хорее. Пример из физиологии – *сальтаторное* проведение возбуждения.

**Сальтаторная репликация.** От англ. saltatory – *прыгающий, скачущий* и репликация. Амплификация, приводящая к появлению большого количества копий какой-либо последовательности. Синоним – *выборочная репликация*.

**Сальтации.** От итал. salto (лат. saltus) – прыжок, скачок. Крупные, скачкообразные изменения в эволюции (см. **Теория сальтаций**).

**САМ-белки.** Аббревиатура от англ. “cell adhesion molecules” – молекулы клеточной адгезии. Трансмембранные гликопротеиды, отвечающие за агрегацию (адгезию) однородных клеток. Одни из них связывают клетки за счёт межмолекулярных взаимодействий, а другие формируют сложные структуры – межклеточные контакты (см. **Гомофильность**, **Гетерофильность**). САМ-белки подразделяются на несколько классов: интегрины, кадхерины, селектины и иммуноподобные N-САМ.

**Самосборка.** 1. Термин, отражающий способность мультимерных биологических структур (макромолекул, субъединичных белков, внутриклеточных органелл\*, а также вирусов и фагов) самопроизвольно собираться из соответствующих компонентов в функциональные структуры (агрегаты и комплексы), обладающие энергетически самым выгодным состоянием. Осуществляется путём слабых взаимодействий между молекулярными поверхностями, обладающими комплементарной формой (см. **“Посадочные площадки”**). В соответствующих условиях самосборка мультимерных структур неизбежна, и происходит спонтанно, подчиняясь закону строгой последовательности шагов. Впервые идею самосборки вирусных частиц предложил в 1962 г. Френкель-Конрат (Н. Fraenkel-Conrat), которая была подтверждена экспериментами по сборке нативных вирусных частиц, когда к раствору белка вируса табачной мозаики (ВТМ) с определённым значением рН добавляли раствор вирусной РНК (W. K. Kegel, P. Van der Schoot. Physical regulation of the self-assembly of tobacco mosaic virus coat protein. *Biophysical Journal*, 2006, v. 91 (4), p. 1501–1512).

2. Самосборка характерна и для некоторых многоклеточных организмов. Морские губки, диспергированные до состояния суспензии, состоящей из отдельных разрозненных клеток, через несколько дней собираются в полноценный организм, обладающий системой каналов и жгутиковых камер. Из суспензии клеток могут собираться и другие виды, например, гидры – пресноводные кишечнополостные животные\*\*. На определённой стадии жизненного цикла самоорганизуются, образуя зрелое плодовое тело, состоящее из трёх типов клеток, и амёбоидные слизевики (*Dictyostellium discoideum*). Показано, что самосборка происходит при участии адгезивного белка, взаимодействующего с определёнными рецепторами, и получившего название *дискоидин*, а также белка миозина. Наконец, экспериментально показано, что индивидуализированные клетки различных тканей и органов высших организмов также способны к объединению в тканевые структуры (см. **Кадхерины**).

\*Например, бактериальные рибосомы самопроизвольно собираются в функциональные “машинки” из трёх типов рибосомных РНК и 55 отдельных белков. Этапы самосборки (их три) хорошо прослежены

с помощью масс-спектрометра на примере 30 S малой субъединицы бактериальной рибосомы и занимают в искусственных условиях около 90 минут. Самосборка характерна также для хроматина, формирующего хромосомы, микротрубочек (включая микротрубочки веретена), актиновых микрофиламентов и ядерной оболочки в конце каждого акта деления клетки.

**\*\*Каждая гидра, обладающая полярностью (есть “подошва” и “голова”), состоит из примерно 100 тысяч клеток 12-ти типов, включая нервные клетки, а также высокодифференцированные клетки нематоциты, содержащие чувствительные щетинки, стрекательные нити с ядом и шипы, свёрнутые в состоянии покоя в стрекательной капсуле (см. Нематоциты, Книдобласты).**

**Сантиморган\* (сМ).** От англ. centiMorgan (сМ). Единица измерения относительного расстояния между генами на хромосоме. Используется для создания генетических хромосомных карт. Один сМ обозначает расстояние, эквивалентное одному маркёру, приходящемуся на каждые 1Мб ДНК (см. Морганида).

**\*“Санти” (от лат. centum – сто) – приставка для обозначения дольной единицы, которая в сто раз меньше исходной.**

**Сантонин.** От англ. santonica – *полынь цитварная (Artemisia cina)*. Бициклический терпеноид. Известен как противоглистное средство, содержащееся в листьях и нераспустившихся соцветиях цитварной полыни\*, называемых также “цитварное семя”.

**\*Устар. название цитвар.** Название произведено от нем. Zitwer, или польск. cytwar < перс. zidwar < араб. dzatwar (zadwar) (см. Артемизинин (артемизин)).

**Сапиентация.** От лат. sapiens (sapiens) – *мудрый, разумный*. Эволюционный процесс формирования человека современного вида (*Homo sapiens* – человека разумного), появившегося в Африке примерно 200 тыс. лет назад. Около 40–30 тыс. лет назад, на рубеже верхнего палеолита и неолита человек разумный становится единственным представителем рода *Homo*\* и заселяет практически всю Землю (Ойкумену) (см. Ойкумена). Сапиентацию следует рассматривать как последнюю стадию процесса антропогенеза.

**\*К этому времени (25–28 тыс. лет назад) вымирают последние неандертальцы.**

**Сапонины.** От лат. sapo – *мыло*. Аморфные, хорошо растворимые в воде, ядовитые вещества, не содержащие азота. Относятся к одной из групп *гликозидов*, в состав молекул которых входят моносахариды и агликоны, представленные тритерпеноидами или стероидами (см. Агликон, Гликозиды). Сапонины дают при взбалтывании с водой стойкую пену (омыляющиеся гликозиды, образующие мыльноопалесцирующие пенящиеся растворы). Содержатся во многих растениях, в том числе и лекарственных, например, в солодке. При попадании в кровь вызывают гемолиз эритроцитов.

**Сапотоксины.** От лат. *sapo* – *мыло* и греч. *toxikon* – *яд*. Безазотистые (небелковые) омыляющие токсические вещества, содержащиеся в яде некоторых змей, например, *офиотоксин* кобры или *кроталотоксин* гремучей змеи.

**Сапробы (сапробионты).** От греч. *sapros* – *гнилой* и *bios* – *жизнь*. Организмы, способные развиваться в *сапробных средах*, т. е. средах, богатых органическими веществами. В зависимости от количества органических веществ-загрязнителей в среде обитания (воде) различают *олигосапробов*, *мезосапробов* и *полисапробов*. Анализ сообщества сапробов вдоль течения реки позволяет определить степень её загрязнения органическими веществами.

**Сапрогенные бактерии.** От греч. *sapros* – *гнилой* и *genan* – *порождать*. Бактерии, вызывающие гниение органических останков.

**Сапролегниевые грибы.** От греч. *sapros*\* – *гнилой* и *legnon* – *кромка*. Низшие грибы (подкласс оомицетов), паразитирующие на рыбах, раках, икре рыб и лягушек, а также живущие на мёртвых растениях и животных.

\*Синоним – септик (от греч. *septikos* – *гниение, гниль*).

**Сапропель.** От греч. *sapros* – *гнилой* и *pelos* – *ил*. Илистые отложения на дне водоёмов (чаще озёр), состоящие из останков и продуктов жизнедеятельности водных организмов (в основном микроскопических организмов *планктона* и *бентоса*). При нарастании слоя сапропеля водоём мелеет, превращаясь в болото. Синоним – *органический ил*.

**Сапрофаги.** От греч. *sapros* – *гнилой* и *phagos* – *пожирать*. Гетеротрофные животные (консументы), питающиеся гниющими остатками организмов (мёртвыми органическими материалами).

**Сапрофиты.** От греч. *sapros* – *гнилой* и *phyton* – *растение*. 1. Гетеротрофные растения, грибы и бактерии, питающиеся остатками гниющих организмов. 2. Растения, произрастающие на разлагающихся органических останках. 3. Животные, питающиеся падалью (англ. *scavenger*).

**Сарколемма.** От греч. *sarkos, sarx (sarks)* – *мясо* и *lemma* – *кожица*. Оболочка (электровозбудимая мембрана), покрывающая многоядерное мышечное волокно, представляющее собой *симпласт*, возникающий в процессе дифференцировки в результате слияния многих клеток-миобластов. Пучки миофибрилл, входящих в состав мышечного волокна, погружены во внутриклеточную жидкость – *саркоплазму*.

**Саркомы.** От греч. *sarkos, sarx (sarks)* – *мясо* и *oma* – *вздутие, опухоль*. Злокачественные опухоли у птиц и млекопитающих, возникающие из клеток соединительной ткани (клеток мезенхимного происхождения) и поэтому такие опухоли не ограничиваются какими-либо отдельными органами. Они могут развиваться в фиброзной ткани мышц, костей, хрящей, лимфатических сосудов и в жировой ткани (см. **Рак**). Первый вирусный онкоген, выделенный из вируса, вызывающего саркому

у кур\* (вирус саркомы Рауса, RSV – *Rous sarcoma virus*), получил название *src*.

\*Первоначально саркому Рауса удавалось передавать только курам породы плимутрок, а позднее и курам других пород. Широкий спектр патогенности вируса саркомы Рауса (также для мышей и крыс) был открыт в 1957–1959 гг. советскими учёными Л. А. Зильбером и Г. Я. Свет-Молдавским.

**Саркома Капоши\*** (СК\*\*, **Kaposi sarcoma**). Многофокусный (а также многоклональный) неопластический процесс (в просторечии, рак), захватывающий эндотелий кровеносных и лимфатических сосудов дермы. Проявляется в виде пигментированных (с тёмно-пурпурной окраской) обширных высыпаний на коже, обусловленных периваскулярными инфильтратами (экстравазатами) эритроцитов в сетчатом слое дермы, содержащими также округлые клетки с крупными ядрами – лимфоциты, гистиоциты и (реже) плазмоциты. Инфильтраты хорошо васкуляризированы, т. е. хорошо снабжены сосудами, образованными *веретёнообразными* опухолевыми клетками. Идиопатическая СК обычно не даёт метастазов. Показано, что главным фактором, вызывающим СК, является вирус HHV-8 (*human herpes virus-8* – вирус герпеса человека 8-типа), передающийся главным образом половым путём. Белок вируса, называемый *ядерным антигеном*, инактивирует клеточный опухолевый супрессор – pRb-белок, что и вызывает неконтролируемый рост инфицированных вирусом клеток. HHV-8 инфицирует также и В-клетки, индуцируя образование первичной эффузионной лимфомы.

Фатальная классическая СК наблюдается и у детей в тех чрезвычайно редких случаях, когда возникает мутация в сайте сплайсинга РНК, кодирующей белок STIM1, необходимый для эффективной реакции на вирусы.

\*Встречается также написание **Капози**.

\*\*Согласно классификации ВОЗ, СК – это злокачественная опухоль кровеносных сосудов. Различают спорадическую (идиопатическую), эндемическую и эпидемическую формы (СПИД-ассоциированную). В некоторых районах Центральной Африки составляет до 10 % всех форм опухолей (эндемическая, или африканская форма СК). Раньше СК была редким заболеванием очень пожилых людей с ослабленным иммунитетом или реципиентов с трансплантатами органов и тканей, получающих иммуносупрессанты. В настоящее время заболеваемость СК резко возросла, как конечное проявление СПИДа у молодых пациентов; протекает бурно, с многочисленными метастазами. Такая форма впервые была обнаружена у гомосексуалистов в 1981 г. в Лос-Анджелесе (США).

**Саркома Стикера**. Заразная опухоль, встречающаяся у собак и развивающаяся из опухолевых клеток, напрямую передающихся при непосредственном физическом контакте здоровой собаки с опухолью больной собаки, или половым путём. Анализ ДНК из опухолевых клеток показал, что клетки во всех случаях сарком Стикера, встречающихся

у собак разных пород, принадлежат к одной линии, и их геном не соотносится с геномом собак-хозяев. Это доказывает существование “заразной опухоли-паразита”, причём всемирного масштаба, передающейся от одного животного к другому уже на протяжении сотен лет. Считается, что первыми хозяевами-источниками опухолевых клеток были волки, от которых опухоль перешла к лайкам, и далее к собакам других пород. Клетки опухоли практически “голые”, имеющие очень мало поверхностных антигенов, распознаваемых иммунной системой как “чужие”, и потому сохраняются в организме. “Паразитические заразные опухоли” двух типов встречаются также у сумчатого млекопитающего – тасманийского дьявола\*. Уже доказано, что один тип опухоли, зарегистрированной в 1996 г. на северо-востоке Тасмании, изначально возник из шванновских клеток\*\* у одного единственного животного, и с тех пор передаётся от особи к особи во время кровавых драк. Передача метастазов оказалась возможной потому, что заражающие клетки не распознаются иммунной системой “реципиентного” животного. Другой тип опухоли (внешне не отличимой от первого) выявили несколько лет назад на юго-востоке острова. Разница между опухолевыми клетками заключается в том, что в первом случае имеет место быть транслокация кусков половых хромосом на хромосому 1, а при втором типе рака произошло слияние целой хромосомы 6 с хромосомой 1 (см. **Транслокация хромосомная**).

\*Считается, что сильное сокращение популяции *тасманийского дьявола* вызвано широкой распространённостью рака морды (лицевых новообразований) у этих агрессивных животных.

\*\*Опухолевые клетки экспрессируют специфический белок шванновских клеток *периаксин*.

**Саркомер.** От греч. *sarkos* (*sarx*) – *мясо* и *meros* – *часть*. Структурная и функциональная единица мышцы (сегмент поперечно исчерченного мышечного волокна). Саркомеры располагаются друг за другом вдоль миофибриллы (иначе, саркомер – это часть миофибриллы, лежащая между двумя пластинками Z). В саркомере выявляется чередование тёмных (диски А) и светлых (диски I) полос. Центральная область диска А (зона Н) выглядит более светлой, чем остальная его часть и содержит только нити сократительного белка миозина. Более тёмные участки диска А по бокам зоны Н содержат нити миозина и актина. Диски I содержат только белок F- $\alpha$ -актин\*, ассоциированный с дополнительными белками (*тропомиозином* и комплексом *тропонина*) и делятся пополам плотной линией Z (пластинка Z, содержащая  $\alpha$ -актинин) (см. **Актинины**). Синонимы – *инокомма* (см. **Инокомма**), *миофибрилломер*.

\*F- $\alpha$ -актин – фибриллярный  $\alpha$ -актин – главный белок тонких нитей (см. **Актин**).

**Саркопения.** От греч. *sarkos* (*sarx*) – *мясо* и *penia* – *бедность, скудность*. Снижение числа мышечных волокон в мышцах. В норме

наблюдается с возрастом, из-за чего падает мышечная активность и снижается мышечная сила.

**Саркоплазма.** От греч. *sarkos* (*sarx*) – *мясо* и *plasma* – *нечто оформленное*. Жидкое содержимое мышечного волокна. Содержит гликоген, АТФ и фосфокреатин, а также ферменты гликолиза.

**Саркоплазматический ретикулум.** От греч. *sarkos* (*sarx*) – *мясо*, *plasma* – *нечто вылепленное* и лат. *reticulum* – *сеточка*. Замкнутая система внутриклеточных каналов (трубочек и цистерн), идущих, главным образом, продольно и окружающих каждую миофибриллу скелетного мышечного волокна. Гомологичен эндоплазматическому ретикулуму других клеток. Каналы, идущие от миофибрилл к сарколемме в поперечном направлении, где они открываются отверстиями наружу, называются Т-трубочками. В состоянии покоя в С. Р. хранится основная часть ионов  $Ca^{2+}$  (мембраны саркоплазматического ретикулума перекачивают ионы кальция из саркоплазмы в пространство ретикулума, поддерживая низкую концентрацию в саркоплазме\*, что тормозит активность АТФ-азы). Напротив, при возбуждении мышечного волокна деполяризующий ток действия через систему Т-трубочек проходит с поверхности волокна в глубину и приводит к высвобождению ионов  $Ca^{2+}$  в саркоплазму\*\*. В результате активируется АТФ-аза и начинается сокращение. Синоним – *саркотубулярная система*.

\* $10^{-7}$  моль/л.

\*\*Уже при концентрации  $10^{-6}$  моль/л скорость расщепления АТФ достигает максимума.

**Саркоспоридии.** От греч. *sarkos* (*sarx*) – *мясо*, *sporidion* – *семячко*. Простейшие (класс споровиков, отряд кокцидий), паразитирующие в соединительной ткани и мышцах животных.

**Саркотеста.** От греч. *sarkos* (*sarx*) – *мясо* и лат. *testa* – *черепаха, черепок (кувшин)*. Яркая сочная семенная оболочка у эндозоохорных растений (см. **Зоохория, Эндозоохория**).

**Сарцины.** От лат. *sarcina* (*sarcio*) – *связка, узел*. Анаэробные грамположительные кокки – сферические бактерии, сгруппированные в кластеры (собранные в пакеты) по четыре-восемь клеток. У человека сарцины – представители нормальной микрофлоры ободочной кишки.

**Сателлит.** От лат. *satelles* – *спутник, сообщник, телохранитель*. Морфологический элемент некоторых хромосом. Представляет собой округлое или удлинённое тельце, отделённое от остальной части хромосомы хроматиновой нитью (вторичной перетяжкой). Хромосомы, снабжённые спутником, часто называют *SAT-хромосомами*. Синоним – *спутник* (см. “Спутник”).

**Сателлитная ДНК.** От лат. *satelles* – *спутник, сообщник*. ДНК, обогащённая высокоповторяющимися последовательностями, которая входит в состав конститутивного гетерохроматина (см. **Гетерохроматин**). Нуклеотидный состав ДНК можно определить методом седиментационного равновесия в растворе хлористого цезия ( $CsCl$ ).

Измеряемая при этом плавучая плотность ДНК будет зависеть от содержания в ней ГЦ-пар (чем больше ГЦ-пар, тем больше плавучая плотность). Распределение оснований по длине ДНК может быть равномерным или неравномерным. ДНК бактерий (прокариот), фрагментированная на куски длиной примерно по  $10^4$  пар оснований, даёт один симметричный пик при равновесной седиментации в CsCl. При этом ДНК эукариот, часто распределяется асимметрично, когда наряду с основным пиком появляются один или несколько малых пиков. ДНК малых пиков или плеча основного пика называется *сателлитной ДНК* и может иметь содержание ГЦ-пар, значительно отличающееся от ДНК основного пика\*. Обычно фракции ДНК с часто повторяющимися последовательностями отличаются по плавучей плотности (1,691 г/мл) от остальной ДНК (1,700 г/мл) за счёт того, что обогащены АТ-парами. Сателлитная ДНК локализуется в центромерных и теломерных районах хромосом. Центромерная ДНК человека – так называемая *альфойдная сателлитная ДНК* состоит из мономеров по 170 пар оснований, тандемно повторяющихся (последние, в свою очередь, организованы в группы димеров или пентамеров), которые затем образуют ещё большие повторы по  $1-6 \times 10^5$  пар оснований и эти единицы повторяются до тысячи раз (см. **Альфойдная ДНК**). С этими последовательностями комплексуется центромерные белки, формирующие *кинетохор* (см. **Центромера**). Теломерные концы хромосом также состоят из часто повторяющихся мотивов сателлитной ДНК (см. **Кинетохор, Теломеры**). Часто повторяющиеся последовательности ДНК интерфазных хромосом связываются с белками-ламинами, формирующими ретикулярную подстилку ядерной оболочки – *ламину*. Возможно, что сателлитная ДНК участвует в формировании районов ДНК, через которые узнают друг друга гомологичные хромосомы при формировании мейотических *дуплексов* (обеспечивают кроссинговер). Наконец, эта ДНК может входить в состав *спейсеров*, разделяющих крупные функциональные единицы ДНК, например, *репликоны*.

\*Содержание ГЦ-пар одинаково во всех клетках данного вида организмов, но значительно варьирует от вида к виду, особенно это характерно для бактерий, где оно колеблется от 0,3 до 0,7. ГЦ-содержание у высших организмов обычно ниже 0,5 (у человека 0,40). Необычная сателлитная ДНК с очень низкой плотностью, обнаруженная у некоторых видов крабов, представляет собой сополимер чередующихся А и Т, между которым вкраплено всего 3 % остатков Г и Ц. Такие полид(А–Т) подобные сателлиты могут включать до четверти всей ДНК краба.

**Сателлитные клетки.** От лат. *satelles* – *спутник*. Стволовые клетки скелетных мышц.

**Сателлит криптоический.** От лат. *satelles* – *спутник* и греч. *krypto* – *утаивать*. Сателлитная ДНК, не отделяющаяся от основной полосы ДНК и не проявляющаяся отдельным пиком при центрифугировании в градиенте плотности.

**Сатурация.** От лат. saturatio – *насыщение*. Процесс насыщения, например, сатурация крови кислородом.

**Саузерн-блоттинг.** От англ. southern – *южный* и blotting (blotting paper – *промокательная бумага* < blot – *пятно, клякса*). Метод идентификации фрагментов ДНК, основанный на переносе их из агарозного геля на нитроцеллюлозные фильтры, на которых положение искомым молекул ДНК определяют путём гибридизации с соответствующими радиоактивными зондами.

**Сахараза.** От греч. sakchar < санскр. çarkara – *песок* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, расщепляющий дисахарид *сахарозу* на глюкозу и фруктозу. При снижении активности сахаразы нарушается усвоение сахарозы, сопровождающееся диареей и метеоризмом. Синонимы – *сахароза- $\alpha$ -глюкозидаза, инвертаза*.

**Сахароза.** От греч. sakchar < санскр. çarkara – *песок\** и суффикса “оза”, указывающего на то, что это сахар. Тростниковый или свекловичный сахар\*\* (невосстанавливающийся дисахарид глюкозы и фруктозы). Сахароза гидролизуется в полости двенадцатиперстной кишки ферментом поджелудочной железы *сахароза- $\alpha$ -глюкозидазой* до глюкозы и фруктозы.

\*Отсюда происходит название пустыни Сахара.

\*\*Содержится также в моркови, сорго, ананасе.

**Сведберг.** Единица Сведберга\* – константа седиментации при ультрацентрифугировании; обозначается буквой S. Пропорциональна скорости седиментации (см. **Седиментация**) и при данном центробежном ускорении зависит от молекулярной массы и формы молекулы. Так, эукариотические рибосомы относятся к 80S типу, а прокариотические – 70S или 65S типу.

\*По имени шведского физико-химика Теодора Сведберга (Theodor Svedberg, 1884–1971), разработавшего седиментационный метод определения молекулярной массы макромолекул (белков). Представил экспериментальные доказательства реальности молекул. Нобелевская премия 1926 г.

**“Сверхчисленные сперматозоиды”.** Так называются все сперматозоиды, проникшие в яйцеклетку, кроме оплодотворяющего сперматозоида.

**“Свет в тоннеле”.** Явление, возникающее при умирании организма (во время фазы клинической смерти). Представляет собой видение яркого света, как будто в тоннеле, обусловленное возбуждением нейронов зрительного центра вследствие выраженной гипоксии мозга. Следует отметить, что дольше всего из сенсорных органов при умирании сохраняется деятельность слухового анализатора. Поэтому люди, находящиеся в состоянии клинической смерти, часто слышат звуки и голоса.

**Сверхпаразитизм.** Биологическое явление, при котором на одном паразите обитает другой, его собственный паразит. Например, кордицепс

(*Cordyceps*) спорыньевый обитает на склероциях другой спорыньи (головне), паразитирующей на злаковых растениях.

**Себорея (Seborrhea).** От лат. *sebum* – *кожное сало* и греч. *rhoia, rheia* (ρεω) – *истекаю, вытекаю*. Повышенная функция сальных желёз, приводящая к избыточной продукции сальными железами кожного сала.

**Сегетальные растения.** От лат. *segetalis* – *растущий среди хлебов* (*segetis* – *посев, засеянное поле*). Сорняки, растущие совместно с культурными растениями (адаптированные к обрабатываемой почве).

**Сегмент.** От лат. *segmentum* – *отрезанный кусок, отрезок*. В электрокардиографии *сегмент* – расстояние между двумя зубцами на электрокардиограмме (например, сегмент PQ – промежуток между концом зубца P и началом комплекса QRS).

**Сегментация.** От лат. *segmentum* – *отрезанный кусок* и *-ia* – *условия*. Разделение тела или отдельных органов на ряд сходно организованных участков. Сегментация особенно хорошо выражена у кольчатых (полихет) и членистоногих.

**Сегрегация.** От лат. *segregatio* – *отделение, разъединение* < *segrego* – *отделяю* < греч. (*gregis*) – *стадо*. 1. Термин используется для обозначения процесса разъединения (расхождения) дочерних молекул ДНК после их редупликации с формированием хроматид, а затем и хромосом в начале анафазы (*сегрегация* генетического материала) (см. **Закон сегрегации**). Сегрегация обеспечивает получение совершенно одинаковых наборов ДНК в дочерних клетках. 2. В классической генетике – расщепление признаков в потомстве в случае гетерозиготности. При этом одна дочерняя клетка получает одну аллельную форму гена, а другая – другую форму. 3. Процесс разделения *нуклеоидов* (дочерних бактериальных “хромосом”) и перемещение их к центрам будущих дочерних клеток у бактерий (прокариот). Наконец, ещё один пример использования термина – *сегрегационный анализ* малочисленных родословных. Синоним – *расхождение*.

**Седативный.** От лат. *sedatio* – *успокоение*. Успокаивающий и обладающий затормаживающим и даже снотворным действием. Так, например, фармакологические *седативные* препараты, проявляют своё действие общей заторможенностью человека, вялостью его двигательных и речевых реакций в ответ на внешние раздражители. Их действие обусловлено уменьшением активности коры головного мозга. Седативным действием обладают также многие антигистаминные препараты, особенно препараты первого поколения, используемые для лечения аллергических состояний, таких как, например, поллинозы, что вынуждает врачей назначать их с осторожностью.

**Седация.** От лат. *sedatio* – *успокоение*. Термин, использующийся во врачебной практике для обозначения лёгкого (поверхностного) внутривенного наркоза, применяемого обычно в стоматологии.

**Седиментация.** От лат. *sedimentum* – *оседание*. Физико-химический процесс осаждения твёрдых частиц, а также макромолекул, взвешенных

в жидкости (или газе), происходящий под действием силы тяжести (или центробежной силы, возникающей при центрифугировании).

**Сеймонастии.** От греч. *seismos* – *землетрясение* и *nastos* – *уплотнённый*. Движения различных органов у растений, вызванные механическим воздействием (прикосновением), например, движения сложных листьев стыдливой мимозы (*Mimosa pudica*) и некоторых насекомоядных растений. Обусловлены очень быстрым тургорным ответом на механическое раздражение (см. **Настии**).

**Секалин.** От лат. *Secal* – *рожь* и греч. *protein* – *белок*. 1. Белок эндосперма ржи, сходный с глютенем (см. **Глютен**). 2. Полисахарид (полифруктозид) ржи, дающий при кислотном гидролизе фруктофуранозу. По мере созревания зерна превращается в крахмал (см. В. Л. Кретович “Основы биохимии растений”, 1971).

**Секвенаторы.** От англ. *sequence* – *последовательность, ряд*. Автоматические машины для чтения ДНК (определения первичной последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК).

**Секвенирование\***. От англ. *sequence* – *последовательность, ряд*. Определение последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. В широком смысле – расшифровка клеточных (ядерных и митохондриальных) геномов. Первый бактериальный геном (*Haemophilus influenzae*, 1,8 Мб) был расшифрован в 1995 г. с использованием метода “дробовика” (см. **Геном, Метод “дробовика”**).

\*Методы секвенирования были разработаны в 1977 г., а к середине 80-х гг. их улучшили настолько, что они стали пригодными для осуществления крупномасштабных проектов по расшифровке геномов различных видов организмов. В Советском Союзе в Институте биоорганической химии (Новосибирск, Академгородок) ещё в начале 1980-х годов впервые был расшифрован геном вируса клещевого энцефалита, а в 2012 г. в Институте химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН\*\* расшифровали геном бактерии – возбудителя клещевого боррелиоза (болезни Лайма).

\*\*Переименованный Институт биоорганической химии Сибирского отделения АН СССР.

**Секвестрация рецепторов.** От англ. *sequestration* – *изоляция, отделение*. Процесс удаления рецепторов с поверхности плазматической мембраны, протекающий путём эндоцитоза с образованием мелких внутриклеточных везикул. Секвестрация обеспечивает десенсибилизацию (десенситизацию) клеточного ответа в случае длительного воздействия внеклеточного (например, гормонального) стимула (см. **Аррестин**).

**Секвестры.** От лат. *sequestro* – *ставлю вне, отделяю*. Термин используют в клеточной патологии для обозначения повреждённых участков клетки, окружённых мембраной.

**Секодонтный.** От англ. *secodont* < лат. *seco* – *рассекать, разделять, расчленять* и греч. *odontos* – *зуб*. Имеющий бугорчато-режущие зубы.

**Секоний.** От лат. *seco* – *рассекать*. Бугорчатый нарост (образование, галл) у фикусов, в которых находят приют симбиотические насекомые-опылители фикусов агааниды.

**Секрет.** От лат. *secreto* (*secretus*) – *секрет, выделения (отделённый, выделенный)*. Продукт желёз внешней секреции, например, панкреатический сок – секрет поджелудочной железы, или слюна – секрет, отделяемый слюнными желёзами.

**Секретазы.** От лат. *secreto* (*secretus*) – *секрет, выделения* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это ферменты. Протеолитические ферменты, содержащиеся в активном центре остатки двух молекул аспарагиновой кислоты (аспартильные протеиназы). Различают бета- и гамма-секретазы\* ( $\beta$ - и  $\gamma$ -секретазы), выступающие в роли “молекулярных ножниц”, отщепляющих низкомолекулярные бета-амилоидные пептиды (А-бета)\*\* от крупного трансмембранного белка-предшественника APP (“*amiloid-beta-precursor protein*”). При болезни Альцгеймера секретазы производят избыточные количества бета-амилоидного белка, который в водной среде вне нейронов тут же образует водорастворимые агрегаты (белковые комплексы или амилоидные бляшки) и длинные филаменты, возникающие, в свою очередь, из комплексов. Такие образования нарушают связи между нейронами, мешают передаче химических и электрических сигналов, и потому губительны для них (см. **Болезнь Альцгеймера**).

\*Бета-секретаза одним своим концом погружена в плазматическую мембрану и присутствует в больших количествах в нейронах головного мозга. Гамма-секретаза представляет собой полностью интегральный гетеромультисубъединичный комплекс, “вшитый” в клеточную мембрану, в состав которого входят несколько молекул белка, кодируемого геном *пресинилином*, объединённых с двумя другими погружёнными в мембрану белками. Гамма-секретаза играет важную роль в созревании стволовых клеток костного мозга, а также в клеточной дифференцировке в различных тканях. Наконец, гамма-секретаза расщепляет *Notch*-рецептор (от англ. *notch* – *зарубка, метка*), в результате чего сегмент белка попадает внутрь клетки в качестве *сигнальной молекулы*.

\*\*Пока неясно, для чего клеткам нужен А-бета (возможно это сигнальная молекула).

**Секретин\*** (**Secretin**). От лат. *secreto* – *секрет, выделения* и греч. *protein* – *белок*. Гуморальный регулятор (“пищеварительный гормон”), вырабатываемый дуоденальными эпителиальными клетками в ответ на стимулирующее действие кислого содержимого желудочного сока. Образуется из неактивного предшественника – *просекретина*. *Секретин*, поступая в кровь, стимулирует экзогенную панкреатическую секрецию поджелудочной железы (главным образом секрецию бикарбоната). Активация просекретина происходит под действием неорганических кислот (преимущественно соляной кислоты, поступающей из желудка),

большинства органических кислот, а также солей жирных кислот (мыла) (см. **Панкреозимин**). Синоним секретина – *эксретин*.

\*Открыт в 1902 г. английскими физиологами У. Бэйлисом и Э. Г. Старлингом, которые первыми использовали термин *гормон*; с открытия секретина началась история эндокринологии как науки (см. **Гормоны**).

**Секреторная система бактерий.** Специализированные молекулярные инъекционные устройства\* патогенных бактерий, обозначаемые как TSS\*\*, с помощью которых они вводят в клетки организма-хозяина *эффекторные молекулы* и *токсины*. К ним могут относиться якорные молекулы типа *Tir*, с помощью которых бактерия закрепляется на плазмалемме, а также десятки других белковых молекул, перестраивающих актиновый цитоскелет клетки, в результате чего бактерия проникает внутрь клетки (поглощается самой клеткой). С помощью этой системы, например, сальмонеллы, преодолевают барьер состоящий из эпителиальных клеток кишечника. Возможны и другие вмешательства, например, в клеточную систему коммуникаций, с последующим запуском локальных воспалительных реакций, а также реакций, приводящих к протеолизу молекул иммуноглобулинов (так поступает *Neisseria meningitidis*), или к разрушению макрофагов, что характерно для *Salmonella enterica*.

\*Оснащены своеобразной иглой, протыкающей плазмалемму клетки организма хозяина.

\*\*После буквы T ставится цифра, отражающая порядок очерёдности обнаружения этой системы, например, T3SS характерна для патогенного штамма *Escherichia coli O157:H7* (см. **Кишечная палочка**)

**Секреция.** От лат. *secretio* – *отделение, выделение* Процесс образования и выделения клеткой или железой физиологически активных продуктов (гормонов, ферментов и т.д.).

**Секс-пили.** От лат. *sexus* – *пол* и *pilus* – *волос*. Половые ворсинки, обеспечивающие перенос ДНК при конъюгации у бактерий (см. **Пили**).

**Сексуальность.** От лат. *sexualis* – *женского пола, женский пол* < *sexus* – *пол* < *seho* – *разрез\** (*seco* – *разделять*). 1. Раздельнополость (разделение полов), бинарность полов\*\*. Хотя оба пола чётко отделены друг от друга, но всё-таки каждый пол состоит из сочетаний и взаимопроникновений некоторых признаков обоих полов. 2. Наличие полов. 3. Появление и проявление полового влечения и поведения. Сексуальность у человека – это сложное и многомерное понятие, имеющее как биолого-психологические, поведенческие, так и социо-культурные проявления, включающие в себя также и медицинские аспекты. Сексуальность – это совокупность психических и поведенческих реакций, переживаний и поступков человека, связанных с проявлением полового влечения (образно, “основного инстинкта”). Следует подчеркнуть, что люди давно утратили инстинктивность, но сохранили импульсивность полового поведения. Поэтому сексуальности мы должны обучаться.

В свою очередь, сексуальность зависит от традиций, национальных обычаев, опыта, возраста, состояния здоровья, уровня образования и культуры человека (см. **Гендер, Гендерный, Пол (Sex)**).

\*Следует вспомнить Аристофанов миф о том, как Боги разрезали первоначально единого человека. При этом мы что-то потеряли, и с тех пор ищем, скорее всего, чаще только либидо. (Вспомните, про этот миф, который пересказал А. И. Куприн в повести “Поединок”, 1905.)

\*\*У некоторых организмов существует условная многополовость.

**Секурины.** От англ. *secure* – *закреплять, запирать* и греч. *protein* – *белок*. Белки, связывающиеся с протеазой *сепаразой* и, тем самым, ингибирующие её активность. Предотвращают наступление *анафазы* митоза. Деграция секуринов, происходящая в результате активации комплекса, промотирующего наступление анафазы\*, который снимает ингибирование *сепаразы* (см. **Сепараза**).

\*Анафазный промоторный комплекс (APC) представляет собой *Е3-убиквитинлигазу*, узнающую белки, содержащие так называемые *деструктивные последовательности* (D-boxes или KEN-boxes).

**Секция.** От лат. *sectio* – *разрезание*. Вскрытие трупа (см. **Вивисекция**).

**Селектины.** От лат. *selectio* – *выбор, отбор* (англ. *select, selection*) и *лектины*\*. Семейство специализированных интегральных рецепторных белков, экспрессирующихся преимущественно в клетках сосудистой системы (клетках эндотелия и клетках крови). Известны три типа селектинов, обозначаемых по месту образования: тромбоцитарный (P-селектин), селектин эндотелиальных клеток (E-селектин) и лейкоцитарный (L-селектин), участвующих в процессах межклеточной адгезии, миграции лейкоцитов в очаги воспаления (процесс *экстравазации*) и в связывании тромбоцитов. Селектины также обеспечивают переход так называемых “наивных” лимфоцитов из кровяного русла в лимфоидные органы и, в целом, вкупе с другими *молекулами адгезии* участвуют в процессах, называемых *клеточным хомингом* (см. **Экстравазация** и **Хоминг (хоуминг)**). Синоним – *молекулы адгезии*.

\*Селектины получили своё название потому, что часть селектинового рецептора, обеспечивающая высокую специфичность связывания лиганда, похожа на такую же часть в белках *лектинах*.

**Селекция.** От лат. *selectio* – *выбор, отбор*. Способ получения организмов с определёнными свойствами, полезными для человека. Селекция основывается на поиске и отборе для дальнейшего размножения и использования сравнительно редких мутантных форм растений, животных и микроорганизмов, обладающих нужными изменениями. С этой целью в селекционной практике стремятся повышать частоту мутаций до  $10^{-2}$  с помощью различного рода мутагенов. При этом важно, чтобы мутации затрагивали генеративные клетки, передающиеся следующим поколениям. К сожалению, предпочтение человеком

определённых селекционных штаммов, культур и пород снижает природное генетическое разнообразие.

**Семантиды.** От греч. *sema* – *знак* и *eidos* – *сходство, вид*. Генотипически значимые для филогенетической классификации информационные макромолекулы – носители генетической информации. Американские учёные Э. Цукеркандль и Л. Полинг (Zuckerlandl, Pauling, 1965) разделили биологические молекулы по их информативности на три категории: 1. *Семантиды*, включающие первичные (ДНК), вторичные – (РНК) и третичные (белки) семантиды. 2. *Эписемантические* молекулы, синтезирующиеся при участии третичных семантид. К ним относятся, например, хемотаксономические маркёры, АТФ, каротиноиды и др. 3. *Асемантические* молекулы, не синтезирующиеся данным организмом и, следовательно, не несущие информацию о нём. К ним относятся экзогенно поступающие витамины, фосфаты, вирусные молекулы и т. д.

**Семейная гиперхолестеринемия.** Группа наследственных генетических заболеваний, вызванных редкими мутациями в гене *LDLR*, локализованном на 19-ой хромосоме и кодирующем рецептор, связывающий липопротеины низкой плотности (ЛПНП)\*. У людей, подверженных этому заболеванию, при гомозиготной *гиперхолестеринемии* уже в раннем возрасте появляются кожные *ксантомы* и развивается *атеросклероз* коронарных и других сосудов с очень высоким риском развития сердечно-сосудистой патологии. Нередко гомозиготы по дефектному рецептору *LDL* погибают от сердечных приступов не прожив и 30-ти лет (см. **Атеросклероз, Липопротеиды, Рецептор-индуцированный эндоцитоз**).

\*Что приводит к нарушению рецептор-опосредованного эндоцитоза холестерина печенью и возрастанию в крови уровня ЛПНП, транспортирующих холестерин. Высокий и даже сверхвысокий уровень холестерина в крови, а также его окисление в кровотоке способствуют формированию атеросклеротических бляшек и закупорке сосудов.

**Семинация.** От англ. *semination* – *оплодотворение, обсеменение*. 1. Оплодотворение (осеменение, обсеменение). 2. Распространение (рассеивание) семян, спор.

**Семинома.** От лат. *semen* – *семя* и греч. *ома* – *опухоль*. Опухоль яичка.

**Сендай вирус\***. Гемагглютинирующий вирус мышей из семейства парамиксовирусов, широко использовавшийся ранее\*\* в экспериментальной практике для слияния клеток. Обработка клеток вирусом Сендай, благодаря наличию гликопротеина F изменяет клеточные мембраны таким образом, что при соприкосновении клеток друг с другом их мембраны сливаются, и в результате образуются *гетерокарионы*, если в культуре присутствуют разные по происхождению клетки, или *гомокарионы* и *гомополикарионы*, образующиеся в культуре однотипных клеток.

\*Получил название от одноимённого японского города Сендай, где впервые был обнаружен.

\*\*До обнаружения у полиэтиленгликоля (ПЭГ) *фузогенных*, т. е. способствующих слиянию клеток свойств.

**Сенильный.** От англ. *senile* < лат. *senex, senis (senilis)\** – *старый, преклонный, старческий*. Буквально, старческий. Например, сенильные заболевания, сенильное состояние организма, сенильный возраст.

\*Отсюда возникло имя римского политического деятеля и философа, воспитателя Нерона, Луция Аннея Сенеки, что просто означает “Старик”.

**Сенсибилизация.** От лат. *sensibilis* – *чувствительный*. Повышение чувствительности организма к каким-либо веществам, лежащее в основе аллергических реакций (заболеваний). Другими словами, состояние организма, при котором повторное и значительно более слабое воздействие вещества вызывает больший эффект, чем предыдущее воздействие. Сенсибилизацию в общем смысле можно рассматривать как извращённый ответ организма на антигены. Соответственно при лечении таких состояний применяют методы *десенсибилизации*.

При повторном воздействии ядовитых веществ на организм может происходить и обратное явление – ослабление эффектов в виде привыкания, или *толерантности* (см. **Толерантность**).

**Сенсиллы.** От лат. *sensilis* – *чувствующий, чувствительный* < *sensus* – *чувство, восприятие, ощущение*. Эпидермальные образования у членистоногих – форма чувствительных рецепторов, представляющие собой особые участки покровов в виде волосков (трихоидные сенсиллы), конусов (базиконические, целоконические) или пластинок (плакоидные или чешуйчатые сенсиллы), хордотональные и др. типов сенсилл с одной или несколькими чувствительными клетками. У ракообразных и насекомых сенсиллы распределены по всему телу от ротовых частей до конечностей и хвостовых придатков, но особенно многочисленны на антеннах и антеннулах. Сенсиллы могут определять все известные виды чувствительности: 1. Вкус и обоняние (хеморецепторы); 2. Осязание (механорецепторы); 3. Восприятие звука (сонорецепторы); 4. Восприятие влажности (гигрорецепторы); 5. Восприятие температуры (терморецепторы); 6. Восприятие света (фоторецепторы)\*.

\*Сенсиллы-ринарии у тлей (от греч. *rhis* – *нос*).

**Сенситивный.** От поздлат. *sensitivus* – *чувствительный* < *sensus* – *чувство, восприятие, ощущение*. Буквально, чувствительный. Например, *сенситивный орган*. Синонимы – *сенсуальный, сенсорный*.

**Сенситизация.** От поздлат. *sensitivus* – *чувствительный* и греч. *-ia* – *условия*. Термин, использующийся для обозначения явления повышенной чувствительности ЦНС, например, к наркотикам\*.

\*Наркотическую сенситизацию обеспечивает транскрипционный фактор *дельта-fosβ*, который в дофаминочувствительных нейронах прилежащего ядра (*nucleus accumbens*) подавляет синтез белка *динорфина* и активирует ряд генов, кодирующих белки, такие как, например, белок

*CDK5\*\**, участвующие в повышении чувствительности реакций на потребление наркотиков.

\*\*Циклин-зависимая киназа 5; способствует изменению структуры нейронов прилежащего ядра, что, в свою очередь, повышает их чувствительность к наркотикам.

**Сенсорный.** От лат. *sensus* – *чувство, восприятие, ощущение*. Воспринимающий ощущения, чувствующий, например, *сенсорный* орган.

**Сепараза.** От лат. *separatio* – *отделение, разделение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Сайт-специфическая протеаза, расщепляющая компоненты (белки *Sccl*) когезинового комплекса, который удерживает сестринские хроматиды вместе. Поэтому играет непосредственную роль в наступлении анафазы митоза. Ингибируется белками *секуринами* (см. **Когезины, Секурины**). Синоним – *сепарин*.

**Сепион.** От греч. *sēria* – *каракатица* и *оп* – *существо, сущее*. Внутренняя полая известковая раковина у некоторых видов каракатиц. У других видов, кроме, *спирулы* – раковина роговая.

**Сепия.** От греч. *sēria* – *каракатица*. 1. Головоногий моллюск *каракатица* (род *Sepia*). 2. Сепией также называется тёмная жидкость, вырабатываемая чернильным мешком (чернильной железой) головоногих моллюсков (каракатиц, кальмаров и осьминогов) и выбрасываемая ими для маскировки. Содержит пигмент *меланин*. *Лучшие сорта китайской туши всегда готовились из сепии*.

**Сепсис.** От греч. *sepsis* – *гниение* (англ. *putrefaction*). Общее заражение, вызванное гноеродными грамотрицательными микроорганизмами, а также присутствием других патогенных организмов (грибковый сепсис) и их токсинов в крови и тканях (генерализованная инфекция), приводящее к развитию *септического шока*. Как правило, септический шок приводит организм к быстрой гибели\*. Механизм развития сепсиса связан с реакцией самого организма. Сепсис вызывает массовую продукцию фактора некроза опухоли альфа (ФНО- $\alpha$ , TNF- $\alpha$ ) и других цитокинов, индуцирующих массовый апоптоз клеток (см. **Септический шок, Цитокины, Апоптоз**). Синонимы – *заражение крови, септицемия*.

\*У новорождённых младенцев сепсис протекает молниеносно и вызывается, как правило, патогенными штаммами грамотрицательной бактерии *E. coli*.

**Септа.** От лат. *septa* (*septum, saeptio, saeptum*) – *перегородка, забор*. 1. Первичная перетяжка, возникающая при делении (цитотомии) бактериальной клетки. В формировании септ принимают участие несколько белков семейства Fts (фибрилярные термочувствительные белки). Среди них наиболее хорошо изучен глобулярный белок FtsZ, сходный у большинства бактерий, археобактерий, микоплазм и хлоропластов. Во время деления клетки этот белок\* в присутствии ГТФ образует длинные нитчатые протофиламенты, собирающиеся в сократимое (сжимающее) кольцо в районе септы. Параллельно формированию септы

идёт наращивание муреинового слоя бактериальной стенки за счёт работы полиферментного комплекса РВР-3. 2. В анатомии, носовая перегородка (нозальная *септа*, часто может быть искривлённой).

\*Мутации по FtsZ белку приводят к образованию длинных (вытянутых) клеток, содержащих множество нуклеоидов, что демонстрирует прямую зависимость деления бактериальной клетки от этого белка.

**Септулум.** Уменьшительное от лат. *septum* – *забор, перегородка*. Перегородочка, тонкая перегородка.

**Септальный контакт.** От лат. *septa* – *перегородка*. Форма межклеточного контакта у беспозвоночных животных (аналог *плотного контакта* у позвоночных). Синоним – *перегородчатый*.

**Септицемия.** От греч. *septikos* – *гнилостный* и *haima* – *кровь*. Форма сепсиса с преимущественным заражением крови. Относится к системным заболеваниям, приводящим к метастатическим инфекциям, например, остеомиелиту. Синонимы – *сепсис, септическая лихорадка*.

**Септический.** От греч. *septikos* – *гнилостный*. Связанный с поражением гнилостными и гноеродными микроорганизмами, например, *септический шок*.

**Септический шок.** От греч. *sepsis* – *гниение* (*septikos* – *гнилостный*) и фр. *choc* – *удар*. Терминальное состояние сепсиса, *сосудистый коллапс* (резкая гипотензия)\*, вызванный чрезмерно активными *деструктивными реакциями* иммунной системы и приводящий организм к гибели. Септический шок развивается в ответ на попадание в организм *эндотоксинов* – липополисахаридов (ЛПС, например, из стенок стрептококков группы А), которые провоцируют макрофаги и дендритные клетки к высвобождению *цитокинов* (таких как ФНО и ИЛ-1), индуцирующих развитие воспалительных реакций (см. **Липополисахариды, Цитокины**). При сепсисе образуется огромное количество свободных радикалов – молекул, содержащих высокоактивные атомы кислорода, которые связывают *нейромедиаторы*, “выключая” их, что и приводит к *коллапсу* (см. **АФК**). У пациентов, выздоравливающих после сепсиса, обнаруживается высокий уровень фермента супероксиддисмутазы (SOD)\*\*, который и защищает нейромедиаторы от разрушения. Согласно представлениям академика В. П. Скулачёва *септический шок* следует рассматривать как механизм самоубийства, очищающий популяцию от инфицированных особей (индивидуумов). Другими словами, *смерть больного организма организована самим этим организмом*, а патоген (в частности *эндотоксин* – липополисахарид наружной мембраны клеточной стенки грамотрицательных бактерий) лишь запускает этот процесс.

\*Стимуляция эндотоксином *синтазы оксида азота* (NO-синтазы) вызывает избыточное образование мощного вазодиллятора NO, что и приводит к коллапсу.

**\*\*Супероксиддисмутаза** катализирует образование перекиси водорода из двух молекул супероксидных радикалов в реакции  $2O_2^{\cdot-} + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$ , а затем каталаза разрушает перекись (см. **Супероксиддисмутаза (SOD)**).

**Серии.** От англ. *serie* < лат. *series* – *ряд*. Растительные биоценозы (сообщества), последовательно сменяющие друг друга во времени на данном участке (см. **Климакс**).

**Серицин.** От лат. *sericeus* – *шёлковый*. Белок, склеивающий нити шёлка и паутины (стабилизирующий структуру белка *фиброина*), откуда и получил своё название. Содержит до 40 % *серина* и значительные количества *глицина*, а также аспарагиновой кислоты. Синоним – “*шёлковый клей*”.

**Серки.** От греч. *kerkos* – *хвост*. Два хвостовых образования у тараканов, на которых расположены чувствительные волоски (сенсоры), способные сгибаться только в одном направлении, причём каждый – в своём. Тем самым достигается возможность улавливать движение воздуха в любом направлении (рассматриваются как воздушные детекторы).

**Серные бактерии.** Нефототрофные бактерии, окисляющие восстановленные соединения серы. По физиологическому типу подразделяются на: 1. Облигатные хемолитоавтотрофы. 2. Факультативные хемолитоавтотрофы. 3. Хемолитогетеротрофы. 4. Хемоорганогетеротрофы. Последние способны окислять соединения серы, но не получают за счёт этих процессов энергию. Для них источником энергии и углерода служат органические субстраты. Предполагают, что окисление ими сульфидов играет роль защитных детоксицирующих процессов. В настоящее время самые старые организмы на Земле. Серные бактерии, например, обитают в крови красных трубчатых червей, живущих в глубоководных местах около подводных вулканов (“чёрных курильщиков”) в областях океанических разломов.

**Серовар.** От лат. *serum* – *сыворотка* и *вариант*. Буквально, *серологический вариант*. Таксономическая категория, используемая в эпидемиологических исследованиях, основанная на выявлении серологических вариантов вида или подвида микроорганизмов, отличающихся по антигенам от других штаммов. Другими словами, группа микроорганизмов одного вида (подвида), определяемых серологическими методами. Так, например, у рода *Salmonella* обнаружены более 4-х тысяч сероваров, при этом различные серовары (серотипы) сальмонелл содержат 10–12% уникальной ДНК, которая в большинстве случаев разбросана по всему геному. Синоним – *серотип*.

**Сероза.** От англ. *serose* < лат. *serum* – *сыворотка крови*. Серозная оболочка.

**Серозный.** От лат. *serum* – *сыворотка крови* и греч. *-osis* – *состояние*. 1. Сывороточный. 2. Связанный с серозной оболочкой, выстилающей полости тела и внутренние органы.

**Серозные клетки.** От лат. *serum* – *сыворотка* и греч. *-osis* – *состояние*. Клетки, выстилающие полости брюшины, плевры и перикарда, и образующие прозрачную серозную жидкость, увлажняющую поверхность слизистых оболочек. При воспалении слизистых оболочек образование серозной жидкости обычно возрастает.

**Серология.** От лат. *serum* – *сыворотка* и греч. *logos* – *учение*. Раздел клинической иммунологии, изучающий особенности сывороток крови, главным образом их специфические иммунные и литические свойства.

**Серотип.** От лат. *serum* – *сыворотка* и греч. *typos* – *отпечаток, образец, форма*. 1. Синоним термина *серовар*. 2. Тип вируса, определяемый по нейтрализации его инфекционности с помощью иммунных сывороток, например, серотипы реовируса 1, 2, и 3.

**Серотонин.** От лат. *serum* – *сыворотка* (крови) и *tonus* – *напряжение, давление*. Вазоактивный амин (5-окситриптами<sup>\*</sup>), содержащийся в гранулах тучных клеток, а также вездесущий нейромедиатор, отвечающий за значительное число сложнейших поведенческих реакций, определяющих нашу индивидуальность, и вырабатываемый нейронами головного и спинного мозга, а также интрамуральными нейронами, главным образом, кишечника<sup>\*\*</sup>. В ЦНС серотонин играет роль морфогенетического фактора развития мозга<sup>\*\*\*</sup> и ключевого переносчика сигналов между нервными клетками головного мозга, главным образом, в стволовой его части. Действие серотонина осуществляется через 5–7 специальных рецепторов, самым распространённым из которых является 5-НТ<sub>1А</sub>, присутствующий на клетках почти всех структур головного мозга, и отвечающий, в частности, за формирование когнитивных функций, долговременной памяти и внимания<sup>\*\*\*\*</sup>. В обиходе серотонин называют “гормоном счастья” и “гормоном настроения”, поскольку сбои в серотониновой системе головного мозга сильно сказываются на настроении человека. Считается, что серотонин играет ключевую роль в развитии депрессии, а недостаток серотонина может быть причиной агрессивного и асоциального поведения. Показано, что у людей импульсивных, склонных к суициду и страдающих тяжёлыми депрессиями снижена продукция серотонина нейронами *дорсального ядра шва*. Этот серотонин способен перемещаться в орбитальную префронтальную зону коры головного мозга и активировать её. Уровень свободного серотонина в ЦНС контролируется “системой обратного захвата”, которая может связывать нейротрансмиттер, перенося его обратно в секретирующие нервные клетки, или, напротив, освобождать. Захват осуществляется с помощью специального белка-переносчика<sup>\*\*\*\*\*</sup>. Серотонин влияет также на обменные процессы. В частности, как и катехоламины, активирует фосфорилазу печени. Наконец, серотонин, наряду с норадреналином, как нейротрансмиттерный катехоламин включён в систему торможения поведения, при снижении активности которой наблюдается неконтролируемое и агрессивное поведение. Установлено, что некоторые

галлюциногены (например, ЛСД) и препараты, применяемые при лечении болезни Паркинсона (лизурид (негаллюциноген)), связываются с серотониновыми рецепторами. Выведена линия мышей, у которых нет этих серотониновых рецепторов, и в экспериментах на них установлено, что для создания галлюциногенного эффекта рецепторы серотонина необходимы, но дело не только в них. Оказалось, что эти разные соединения вызывают в чувствительных нейронах (установлено в системе *in vitro*, в культуре клеток) различные каскады реакций (т. е. активация одного и того же рецептора приводит к разным последствиям). Биосинтез и уровень содержания серотонина в ткани головного мозга зависят от активности фермента триптофангидроксилазы (ТПГ), который окисляет аминокислоту триптофан в 5-окситриптофан. У млекопитающих (включая человека) в геноме содержатся два гена ТПГ – *tph1* и *tph2*. Первый ген работает в клетках разных органов, а второй ген активен только в соответствующих нейронах ЦНС. Новосибирские генетики обнаружили, что точечная мутация у мышей в гене *tph2* в 1473-й позиции, приводящая к замене пролина на аргинин, снижает уровень агрессивности самцов. Известно, что для гена *tph2* у людей также характерен полиморфизм, и разные его варианты определяют особенности поведения людей. Определённые варианты гена вызывают даже склонность к суициду, которая может быть наследственной.

\*В 1933 г. Эрспармер (Ersparger) указал на существование вещества, синтезирующегося аргентофильными клетками слизистой оболочки тонкого отдела кишечника и стимулирующего перистальтику. Это вещество было названо *энтерамином*. Позднее американские учёные Раппорт, Грин и Пэйдж (Rapport, Green, Page, 1948) обнаружили вазоконстрикторное (*повышающее кровяное давление*) начало в бычьей сыворотке, отождествив его с 5-окситриптамином, откуда *серотонин* и получил своё название. У млекопитающих и человека серотонин инактивируется (дезаминируется и окисляется) как и катехоламины под воздействием фермента *моноаминоксидазы А*, которая в норме содержится почти во всех тканях организма.

\*\*90–95 % серотонина продуцируется в животе! Через кровь этот кишечный серотонин попадает в головной мозг, информационно изменяя его функциональное состояние, вплоть до смены наших эмоций. Нарушение этой связи приводит к болезням и, в первую очередь, к синдрому раздражённого кишечника. Уже хорошо известно, что есть прямая и чёткая связь между брюшной полостью и мозгом: мозг→живот→мозг (т. е. даже наши эмоции влияют на работу кишечника и органы брюшной полости, как и наоборот) (см. **Интрамуральные нейроны, Нейромодуляторы**).

\*\*\*1. Ингибирует пролиферацию предшественников нейронов. 2. Стимулирует миграцию предшественников. 3. Стимулирует транскрипцию генов нейромедиаторов. 4. Меняет характер выделения нейромедиаторов.

\*\*\*\*Ген, кодирующий рецептор 5-HT<sub>1A</sub>, в человеческих популяциях представлен множеством различных вариантов, от которых зависят когнитивные особенности, в частности, гибкость мыслительных процессов у отдельных людей и, в целом, у представителей различных культур.

\*\*\*\*\*Обнаружено, что “система обратного захвата” серотонина имеет половые различия. Оказалось, что уровень белка-переносчика серотонина у женщин ниже, чем у мужчин.

**“Серпантинные рецепторы”.** От греч. herpeton – *змея*. Семейство политопных\* рецепторов, трансмембранные домены которых пронизывают плазматическую мембрану семь раз, вследствие чего их также называют “*семь раз пересекающими рецепторами*”. У “серпантинных рецепторов” N-конец находится вне клетки, а C-конец – в цитоплазме и такие рецепторы в качестве начальных эффектор-активирующих субстратов используют G-белки (т.е. являются рецепторами, сопряжёнными с G-белками). К серпантинным рецепторам относятся β<sub>2</sub>-адренергические рецепторы, распознающие катехоламины, рецепторный белок *родопсин*, улавливающий свет, рецепторы, распознающие пептидные факторы роста, хемокины (лимфокины), гликопротеиновые гормоны, глутамат и тромбин. При этом низкомолекулярные лиганды (например, адреналин) связываются с внутримембранными доменами рецепторов, пептиды и хемокины – с их наружной поверхностью, гликопротеиновые гормоны – с большим NH<sub>2</sub>-концевым доменом. В некоторых случаях возникает связь с новым концевым доменом, образующимся при расщеплении исходной последовательности, как это происходит, например, с рецептором тромбина.

\*От греч. poly – *много* и topos – *место*. Название дано из-за наличия в таких рецепторах нескольких трансмембранных доменов.

**Серпентарий.** От фр. serpent – *змея*\* < лат. serpo (serptum) – *ползать, пресмыкаться*. Змеиный питомник.

\*Этого же происхождения и слово *серпантин* (отсюда также происходит и термин *герпетология* – раздел зоологии, изучающий пресмыкающихся и земноводных) (см. **Герпес**).

**Серпентинизация.** От названия минерала серпентина\* (змеевика), представляющего собой *водный магнезиальный силикат*. Реакции воды с определёнными горными породами, протекающие в глубоководных океанических желобах (т. е. в хадальной, или ультраабиссальной зоне океанов\*\*), в процессе субдукции и трения друг о друга литосферных плит в результате их геотектонических движений. При этом выделяется много тепловой энергии, расплавляющей породы и запускающей химическое взаимодействие их с водой. Серпентинизация приводит к выделению водорода и метана, а также освобождению различных минералов, которые могут быть использованы микроорганизмами для хемосинтеза (см. **Венты**, “**Экологическая зональность водоёмов**” в книге “Биологический энциклопедический словарь”, 1989).

Согласно одной из гипотез глубоководные океанические желоба могли быть *колыбелью жизни*, поскольку в них возникали условия, подходящие для её зарождения на Земле!

\*От лат. *serpentes* – *змеиный*.

\*\*Зона океанического дна, глубиной от 6000 до 11000 м (например, впадина “Бездна Челленджера” имеет глубину 10989 м; обнаружена в Марианской впадине в Тихом океане около острова Гуам (Guam, США)).

**Сертоли клетки\***. Удлиненные (пирамидальные) клетки, расположенные в стенках извитых семенных канальцев, обладающие рядом важнейших функций. Поддерживают и питают *сперматиды* в процессе сперматогенеза, т. е. обладают трофическими функциями, а также функциями контроля за процессом созревания сперматозоидов (см. **Ингибин В**, **Сперматогенез**). При обнаружении активности транспозонов в сперматоцитах индуцируют в них самоубийство через апоптоз. Синоним – *тестикулярные клетки, сустентоциты* (см. **Сустентоциты**).

\*Названы по имени итальянского гистолога Е. Сертоли (Sertoli E., 1842–1910), описавшего клетки.

**Серум**. От лат. *serum* – *сыворотка крови*. Жидкая часть свернувшейся крови. Применяется в технике культуры клеток и тканей *in vitro*. Поскольку пищевые потребности животных клеток при культивировании *in vitro* очень сложные, для поддержания их жизнедеятельности и активной пролиферации в питательные среды обычно добавляют сыворотку крови. Она содержит определённые макромолекулярные регуляторные факторы, такие как *факторы роста*, *факторы адгезии* (прикрепления) и *факторы “выживания”* (viability), необходимые для роста и размножения клеток в культуре. Обычно эти факторы не обладают видовой специфичностью (так клетки человека, млекопитающих, птиц и даже рыб и амфибий способны расти в среде с добавлением сыворотки крупного рогатого скота). При этом значительно большей активностью обладает эмбриональная сыворотка по сравнению с сывороткой, полученной от взрослых коров.

**Сесамовидный**. От греч. *sesamum* (*sesamon*) – *сезам* (кунжут). 1. Похожий формой на зерно кунжута. 2. Относящийся к сесамовидной кости. У человека крупнейшая сесамовидная кость – это надколенная чашечка (англ. *knee-cap*, лат. *patella*), лежащая впереди коленного сустава и защищающая сухожилие четырёхглавой мышцы бедра, перекидывающееся через бедренную кость в виде связки надколенника. Синоним – *сесамоидный*.

**Сестон**. От англ. *seston* < греч. *sestos* – *просеянный*. Термин, использующийся для обозначения всей совокупности взвешенных в воде мелких организмов и органических и неорганических частиц (совокупность планктона и детрита). Крупный сестон – *сиртон* (англ. *syrtion*).

**С-значение.** Название происходит от английского термина “С-value”\*, где буква С от англ. contain – *содержать в себе, вмещать*. Общее количество ДНК в гаплоидном наборе хромосом. Отражает содержание ДНК в геноме, которое обычно одинаково внутри одного вида организмов и сильно различается между видами (см. **С-парadox**). Синоним – *величина С*.

\*От англ. value – *величина, значение*. Термин введён в генетику в 1950 г. американским учёным Х. Свифтом для обозначения количества (массы) ДНК, находящейся в гаплоидном наборе ядра (соответственно, диплоидный набор содержит 2С).

**Сиаловые кислоты.** От греч. sialon – *слюна*\*. Гликаны. N- или O-ацилпроизводные *нейраминовой кислоты*. Второе название N-гликолил- и N-ацетилнейраминовых кислот (одноосновных полиоксиаминокислот, производных нейраминовой кислоты). Нейраминовая кислота представляет собой 9-углеродный сахар с высококислотной карбоксильной группой (продукт ацетилирования свободной аминогруппы нейраминовой кислоты). В связанном состоянии входят в состав *ганглиозидов, гликопротеидов* и *муцинов* (слизей). Присутствуют во всех животных тканях, отвечая за антигенные и рецепторные свойства клеток. Освобождаются под действием фермента *нейраминидазы* (см. **Гликаны**).

\*Сиаловые кислоты содержатся в слюне, придавая ей слизистый характер.

**Сиамские близнецы**\*. Патология внутриутробного развития, приводящая к сращению тел близнецов и обусловленная расщеплением дробящейся зиготы спустя около двух недель после оплодотворения, что и приводит к частичному объединению тел. Более раннее расщепление приводит к многоплодию.

\*Название произведено от старого названия Таиланда – Сиам, где впервые были описаны сросшиеся близнецы.

**Сибирская язва (СЯ).** Тяжёлое инфекционное заболевание, возбудитель которого бактерия *Bacillus anthracis* поражает человека и животных, поэтому часто заболевают те, кто постоянно контактирует с животными. Заболевание также легко передаётся и распространяется от человека к человеку. Споры СЯ очень устойчивы к внешним воздействиям (сохранны в почве в течение нескольких сотен лет!). Классический диагностический признак СЯ – чёрно-красные язвы, называемые “шапочка кардинала”. Возбудитель сибирской язвы – потенциальный агент для разработки и применения биологического оружия массового поражения в руках современных террористов\*.

В древности СЯ называли “Священный огонь”, или “Персидский огонь”.

\*Вспомните, из сообщений СМИ про биотеррористическую акцию секты Аум Сёнрике в токийском метро в 1993 г., а также рассылку по почте в конвертах спор возбудителя сибирской язвы в США в 2001 г. и,

наконец, трагедию в Свердловске в 1959 г., вызванную утечкой искусственного штамма СЯ.

**Сибсы.** От англ. sibs < sibling – *дети одних родителей* (братья, сестры)). Потомки (дети) одних и тех же родителей, рождённые в разное время (родные братья и сёстры); являются родственниками *первой степени родства* (у них половина общих генов). Двоюродные сибсы – родственники *третьей степени родства* (у них восьмая часть общих генов). Термин правомочен также и для животных (см. **Полусибсы**).

**Сибсы сводные.** Дети, не имеющие общих генов, но имеющие общую семейную среду, созданную браком одного из их родителей.

**Сиглотера.** Пищевое отравление, возникающее при поедании рыбы. Может возникнуть при поедании рыб иглобрюхов, рыбы фугу (*Fugu rubripes*)\*, или рыбы-хирурга, у которой сильно ядовиты шипы, расположенные в прихвостовой зоне и способные разрезать даже сухожилия. У муреновых (*Muraenidae*) ядовита кровь. Отравления распространены чаще всего в районах, где население питается рыбой. Обычно токсины морских животных разрушаются при нагревании от 40 до 50 °С (см. **Тетродотоксин**).

\*Японское название – рыба фугу.

**Сигма-фактор (δ-фактор).** Специальная субъединица бактериальной РНК-полимеразы, необходимая для инициации транскрипции. Влияет на выбор промоторов.

**Сигмоидный.** От греч. sigma – *сигма* (буква Σ, ζ (σ)) и eidos – *сходство, внешний вид*. Похожий очертаниями на букву S. Например, в анатомии, сигмовидная кишка.

**Сигнал-пептидаза.** Фермент люмена ЭПР, отщепляющий сигнальные пептиды при созревании белков.

**Сигналы, воспринимаемые клетками.** Чрезвычайно разнообразные по своей химической природе и физическим свойствам воздействия на клетки. К ним относятся: 1. Механические воздействия. 2. Свет (различной длины волны). 3. Антигены. 4. Гликопротеины клеточной поверхности. 5. Гормоны. 6. Компоненты внеклеточного матрикса. 7. Нейромедиаторы. 8. Нутриенты. 9. Одоранты. 10. Сигналы эмбрионального развития. 11. Тастанты. 12. Факторы роста. 13. Феромоны (см. **Механизмы передачи сигналов, Тастанты**).

**Сигнальные пептиды (сигнальные последовательности).** Короткие аминокислотные последовательности в первичной структуре белков, расположенные на N- или C-концах, реже – в центральной части полипептидной цепи, обладающие определёнными физико-химическими свойствами\* и обеспечивающие сортировку и адресную доставку таких белков в различные органеллы и компартменты клетки, а также их секрецию. Сигнальный центральный пептид имеют, например, белки ядерной локализации и белки секреторных везикул. Сигнальный N-концевой пептид характерен для белков *секреторного пути* и митохондриальных белков, а C-концевой – для белков пероксисом

и эндоплазматического ретикулума\*\*. Для лизосомных белков характерна специальная сигнальная группа, представленная *маннозо-6-фосфатом*, а мембранные белки имеют *стоп-транспортный* сигнальный пептид (*стоп-транспорт-сигнал*), представленный неполярной последовательностью, с помощью которой эти белки “заякориваются” в мембранах (см. **Заякоривание белков в мембранах**). В целом сигнальные пептиды в белковых молекулах представляют собой селективные сигналы для реализации механизмов *сортировки* и обеспечения *целевой транспортировки* белков в клетке (см. **Сигнальные участки**). Синонимы – *сигналы сортировки, сигналы адресования, сигналы назначения*.

\*Следует отметить, что физико-химические свойства, например, гидрофобность, или определённый заряд сигнальных пептидных участков более важны для сигнализации, чем их аминокислотная последовательность.

\*\*После выполнения своей функции сигнальные концевые участки обычно удаляются специфическими сигнал-пептидазами.

**Сигнальные участки.** Представляют собой трёхмерные структуры на поверхности белка (иначе, *структурные сигналы*), составленные из различных фрагментов полипептидной цепи или фрагментов нескольких цепей, образующих белок. Связываются рецепторами, локализованными в мембранах органелл, и с помощью белков-посредников узнаваемые таким образом белки переносятся энергозависимым способом через мембраны органелл. Так обеспечивается *селективность переноса* белков через мембраны, например, ядерную оболочку (см. **Пориновый комплекс**). Кроме того, сигнальные участки служат местом узнавания для ферментов, модифицирующих белки. Понятие сигнальных участков в некоторых случаях совпадает с понятием *сигнальных пептидов* и *сигнальных последовательностей* (см. **Сигнальные пептиды**).

**Сигнатура.** От лат. *signare* – *обозначать, указывать* (*signum* – *знак, отметка, клеймо*). 1. Ярлычок на бутылочке с лекарством с описанием способа приёма (устар.). 2. Часть рецепта с указанием способа употребления лекарства.

**Сигнатурная последовательность.** От ср. лат. *signatura* < *signare* – *обозначать, указывать*. Высококонсервативная аминокислотная последовательность\*, содержащаяся в Р-петлях\*\*, образующих узкий проход (центральную пору), *селективного фильтра* трансмембранных ионных каналов. В частности, каждый  $K^+$  канал представляет собой гомотетрамер, состоящий из четырёх идентичных трансмембранных белковых субъединиц, образующих центральную пору, через которую ионы калия селективно транспортируются наружу клетки.

\*Например, последовательность Thr-Val-Gly-Tyr-Gly (TVGYG), характерная для  $K^+$  селективного канала А (KcsA) бактериальной мембраны.

\*\*От лат. *roga*- *проход* (*P* – *поровая петля*). Пора, пропускающая ионы калия, состоит из *селективного фильтра* (самой узкой части поры, лежащей ближе к выходному отверстию) и *центральной полости*.

**Сидеробласты.** От греч. *sideros* – *железо* и *blastos* – *росток*.  
1. В общем смысле – клетки, “загруженные” гемосидерином или содержащие скопления ферритина при избытке железа в организме\* (см. **Сидерофоры**). 2. Эритробласты, в которых обнаруживаются мелкие гранулы гемосидерина (гранулы, дающие положительную реакцию образования берлинской лазури\*\*). Особенно много таких клеток в ткани костного мозга, но они также встречаются в печени и селезёнке.

\*При недостатке железа в организме (гипохромная железодефицитная анемия) *сидеробласты* и *сидероциты* (эритроциты, дающие реакцию образования берлинской лазури) не встречаются.

\*\*Цитохимическая реакция Перлса.

**Сидеромицины.** От греч. *sideros* – *железо* и *mykes* – *гриб*. Антибиотики, обладающие избирательной активностью в отношении бактерий и нетоксичные для клеток млекопитающих. Образуют прочный хелатный комплекс с атомами трёхвалентного железа ( $Fe^{3+}$ ) и по своей структуре родственны *сидерофорам* (сидераминам). Примером сидеромицинов может служить ферримин А<sub>1</sub>, содержащий полную структуру фактора роста *ферриоксамина В* из группы сидераминов.

**Сидерофоры.** От греч. *sideros* – *железо* и *phore* – *переносить*.  
1. Органические соединения, образуемые аэробными микроорганизмами\* (например, различными штаммами *Micromonospora*, *Nocardia* и *Streptomyces*), необходимые для солубилизации и поглощения железа. Они формируют хелаты с ионами  $Fe^{3+}$ , которые и поглощаются микробными клетками. Проникновение сидерофоров в клетки обеспечивается специальными многофункциональными транспортными белками-рецепторами, которые переносят сидерофоры в периплазму клетки. В периплазме сидерофоры взаимодействуют со связывающими белками, которые передают их гидрофобным транспортным белкам плазматической мембраны, перенос через которую требует затраты энергии (зависим от АТФ). Сидерофоры относятся к *вторичным метаболитам* и могут обладать свойствами антибиотиков\*\*. Описано более 100 сидерофоров. Например, *E. coli* способны продуцировать сидерофоры трёх типов, такие как *энтеробактин* (производное катехола), *ферриоксамин* (производное гидроксаматов) и производные ди- и трикарбоновых кислот (в частности, цитрата), которые также могут быть эффективными хелаторами железа (см. **Феррихромы**). К сидерофорам-антибиотикам относится, например, *нокордамин*. Следует отметить, что некоторые антибиотики, напротив, являются структурными аналогами сидерофоров и потому способны проникать в клетку с использованием системы транспорта железа. Синоним – *сидерамины*.

2. Проникающие из сосудов в ткани мононуклеарные фагоциты, содержащие крупные гранулы гемосидерина. Синонимы – *гемосидерофаги, сидеробласты*.

\*В анаэробных условиях железо присутствует в виде  $Fe^{2+}$  и не является лимитирующим рост элементом.

\*\*Лишают другие микроорганизмы, не способные поглощать комплекс железо/сидерофор, источника железа и, тем самым, подавляют их рост.

**Сикатризант.** От лат. *cicatrix* – *рубец*. 1. Рубцующий агент. 2. Всё, что вызывает процесс рубцевания ткани.

**Сикатризация.** От лат. *cicatrix* – *рубец*. Заживление раны с образованием рубца.

**Сиквенсный сэмплинг.** От англ. *sequence* – *последовательность* и *example* – *образец*. Трудоёмкий метод отбора проб для *сиквенса* (секвенирования), основанный на простом принципе: сильно экспрессирующиеся гены дают большие количества мРНК, чем слабо экспрессирующиеся и, следовательно, будут лучше представлены в библиотеках кДНК. Разработаны новые варианты высокопроизводительного сиквенсного сэмплинга, например, SAGE – аббревиатура от англ. “*serial analysis of gene expression*” – *серийный анализ экспрессии генов* (см. **Конкатемеры**).

**Сикоз.** От греч. *sykosis* – *изъязвление*. Хроническое воспаление волосяных фолликулов в области лица у мужчин.

**Сикома.** От греч. *sykon* (συκο) – *винная ягода* (инжир) и *oma* – *вздутие*. Крупная бородавка на ножке.

**Силикоз.** От лат. *silex* (*silicium*) – *кремень* и *-osis* – *состояние*. Профессиональное лёгочное заболевание у горняков, вызванное хроническим вдыханием кремнезёмной пыли ( $SiO_2$ ). К примеру, частицы асбеста вызывают *асбестоз*.

**Симбиоз.** От греч. *symbiosis* – *сосуществование*, где *sym* – *вместе, совместно* и *bios* – *жизнь*. Общее название различных форм взаимовыгодного совместного существования организмов различных видов, например, анемоны и креветки, живущих в одной норке из песка, или слепой креветки и бычка, неспособного строить норки, а также золотой медузы и ряски, которая осуществляет фотосинтез и поставляет медузе сахара. В волосяном покрове у ленивцев живёт особый вид бабочек-огнёвок, прячущихся от врагов и питающихся водорослями (цианеями), обычно населяющими шерсть ленивцев, из-за чего их мех выглядит зелёным. Бабочки, возможно, регулируют численность цианей в шкуре. А вот зависимость бабочек от ленивцев на этом не заканчивается. Ленивцы растительноядные животные с низким уровнем метаболизма (частично пойкилотермные), переваривают пищу в течении длительного времени (до 1 месяца). Испражняются ленивцы также редко, при этом слезая с деревьев. Зоологи считают, что делают они это для того, чтобы не привлекать падающими экскрементами хищников. Бабочки

же используют акт дефекации, чтобы отложить в экскременты яйца, из которых выходят питающиеся ими личинки. После окукливания и выхода имаго новые особи поднимаются к кронам деревьев и заселяют новых хозяев. Ещё одна удивительна форма сосуществования двух видов организмов – краба-боксёра и актиний. Краб, атакуя, размахивает клешнями, заканчивающимися “мягкими перчатками”, состоящими из симбиотических актиний, вооружённых стрекательными клетками. Взаимная зависимость видов проявляется по-разному. Очень прочные плоды бразильского ореха могут разгрызть немногие животные, например, длиннорылые агути. В плоде содержится до 25 семян и агути, как правило, поедает не все. Агути также закапывает плоды про запас, не всегда съедая их, и тем самым, способствуют распространению дерева на новые территории (см. **Мутуализм, Паройкия**). Классическим примером симбиоза служит бактерионосительство, присущее многоклеточным макроорганизмам (см. **Симбионтное бактерионосительство**). Наконец, ещё один пример – это лишайники, представляющие собой особые организмы, образованные грибами, составляющими слоёвище (тело) лишайника, и микроскопическими зелёными водорослями, обеспечивающими хозяина продуктами фотосинтеза. (В некоторых лишайниках присутствуют ещё и цианобактерии и клетки дрожжевых грибов, как например, в лишайниках рода *Bryoria*.)

**Симбионтное бактерионосительство.** От греч. *symbion* (*symbiontos*) – *сожительствовавший*. Термин обозначает совокупную микрофлору, иначе, *микробиоту*, или *микробиом*, населяющую макроорганизм (в том числе человека) и обеспечивающую его ферментами, витаминами, летучими жирными кислотами и другими физиологически активными веществами, а также способствующую усвоению трудноперевариваемых пищевых веществ и микроэлементов. Именно микрофлора в норме обеспечивает процессы пищеварения и избирательной утилизации питательных веществ, пытаясь сохранить себя и организм хозяина как можно дольше (тем самым улучшая состояние здоровья). Нормальная симбионтная микрофлора представляет собой также защитный буфер против развития патогенной и гнилостной микрофлоры и, наконец, её присутствие необходимо для формирования эффективной иммунной системы (см. **Колонизационная резистентность**). Симбиотическая микрофлора кишечника человека насчитывает, возможно, многие тысячи видов микроорганизмов, численные соотношения которых могут сильно варьировать у разных индивидуумов, живущих в разных условиях, и по-разному питающихся. Эти бактерии и одноклеточные грибки (дрожжи) взаимодействуют между собой и со стенкой кишечника, а через неё и с макроорганизмом-хозяином, вырабатывая не только огромное число полезных (в том числе регуляторных), но порой и токсичных соединений. Предполагается, что *правильный баланс микрофлоры* (трудно представляемый термин!)\* обеспечивает хорошее соматическое и психическое состояние человека. Антибактериальная

терапия и прививки как доминирующая идеология в медицине XX века привела к разрушению эволюционно сложившихся экосистем – человек/бактерии-симбионты. С утратой симбиотической микрофлоры произошло замещение её на патогенную микрофлору. В результате организм страдает из-за отсутствия производителей некоторых ферментов, витаминов, а также недополучает микроэлементы и регуляторные пептиды. Ещё в 60-е годы медики рапортовали о победе над стрептококками (они тотально подавляются антибиотиками), а β-гемолитический стрептококк группы А продуцирует фибринолитический фермент (активатор плазминогена) *стрептокиназу*, нехватка которой тут же сказалась на статистике так называемых “сосудистых катастроф”, да и в целом сердечнососудистых патологий. Таким образом медицина совершила непоправимый террористический акт, поскольку β-гемолитический стрептококк группы А исчез из человеческой популяции. Поэтому “прививочно-таблеточные поколения” лишены защиты от вирусных инфекций и, в конечном счете, от онкологических заболеваний (см. **Микробиом**).

\*Возможно, сбалансированная и очень разнообразная микрофлора присутствует только в кишечнике охотников-собирателей, представителей таких африканских племён как Хадза, Хомани и Сандаве (населяют рифтовую долину в Танзании), а также у камерунских пигмеев Мбути (Баака), или у ещё нецивилизованной части бушменов Калахари (Намибия), и, наконец, у индейцев амазонского племени Яномама, сохранивших традиционный образ жизни своих далёких предков. Известно также, что у африканских детей, по сравнению с американскими и европейскими детьми, в кишечнике обитает больше видов бактерий.

В экспериментах на дрожофилах показано, что симбионтные бактерии могут влиять даже на выбор полового партнёра!

**Симбиотический мутуализм.** См. **Мутуализм**.

**Симбионты.** От греч. *symbion* (*symbiontos*) – *сожительствоующий*. Организмы, сосуществующие совместно и в определённой степени, осуществляющие взаимно своё взаимодействие с окружающей средой.

**Симметрия.** От греч. *symmetria* – *соразмерность, соответствие в расположении частей целого относительно центра, средней линии*. Определение симметрии важно для общего анализа организации животных. Низшим формам животных, пассивно плавающим или прикрепленным к субстрату, большей частью свойственна *бесконечная радиальная симметрия*. В процессе эволюции происходит смещение в сторону *ограниченной радиальной симметрии*. У подвижных форм развивается *двусторонняя* (билатеральная) *симметрия*, при которой одна плоскость может разделить тело на две равные половины (правую и левую). При билатеральной симметрии обособляются *краниальный* и *каудальный* отделы, а также *вентральная* и *дорзальная* стороны. Плоскость, проходящая по средней линии тела, носит название *медиальной*, а плоскости, параллельные ей – *сагиттальные*. Плоскость,

разделяющая тело на брюшной и спинной отделы, носит название *фронтальной*. Животные с двусторонней симметрией характеризуются *метамеризацией* (сегментацией). Только очень немногие животные асимметричны.

**Симпаталгия.** От греч. *sympathes* – чувствительный, *восприимчивый* и *algos* – боль. Тяжелые боли, возникающие при раздражении симпатических стволов.

**Симпатин.** От греч. *sympatheia* – сочувствие, влечение. Смесь гормонов хромаффинной ткани, мозгового слоя надпочечников адреналина и норадреналина (см. **Катехоламины**). Синоним – *эпинефрин*.

**Симпатический.** От греч. *sympathes* – чувствительный, *восприимчивый*. Например, *симпатический отдел* вегетативной нервной системы.

**Симпатрические виды.** От греч. *syn* – вместе, совместно и лат. *patria* – родина. Виды совместного обитания, занимающие более или менее обширные территории. Их экологические ниши могут накладываться друг на друга или же одна из них может быть целиком включена в другую.

**Симпатрия.** От греч. *syn* – вместе, совместно и лат. *patria* – родина. Существование двух или более популяций одного вида в одном географическом месте.

**Симпласт.** От греч. *sym* – вместе, совместно и *plastos* – вылепленный. Цитоплазматические образования, не разделённые на отдельные отсеки (клетки). Возникают в результате кариокинеза без цитотомии. Примеры: мышечные волокна у позвоночных, эпидермис у ленточных червей. Синонимы – *синцитий*, *соклетие*.

**Симплексный.** От лат. *simplex* – простой. Простой по своей организации, структуре.

**Симподий.** От греч. *sym* (*syn*) – вместе, совместно и *podos* – нога (ось). Осевой орган растения (ствол, ветвь, корневище), формирующийся в результате активности нескольких верхушечных меристем, сменяющих друг друга (принцип “перевершинивания”). К симподиальным соцветиям относятся *монохазий*, *дихазий* и *плейохазий*.

**Симподиальные соцветия.** От греч. *sym* – совместный, вместе и *podos* – нога (ось). Форма ветвления соцветий (см. **Цимозные соцветия**).

**Симпорт.** От греч. *syn* – вместе, совместно и лат. *porta* – ворота. Активный транспорт, когда два вещества переносятся в одном направлении одновременно, как, например, в клетках кишечного эпителия осуществляется транспорт аминокислот\* и глюкозы вместе с ионами натрия (см. **Антипорт**, **Унипорт**, **Переносчик глюкозы**). Осуществляется специальными транспортными белками – интегральными компонентами мембран – *симпортёрами*. Симпортёры осуществляют транспорт одного метаболита против его концентрационного градиента за счёт того, что другой метаболит переносится в направлении градиента, и оба процесса при этом сопряжены. Синонимы – *сопряжённый транспорт*, *котранспорт*, *синтранспорт*.

\*Для аминокислот предполагается наличие минимум пяти различных носителей: для коротких и длинных нейтральных аминокислот, для кислых и основных аминокислот, и для пролина.

**Симптом\***. От греч. *symptoma* – *совпадение*. Характерный признак болезни, её отличительная особенность, черта. Другими словами, объективный признак, указывающий на заболевание и выявляемый при обследовании пациента. Синонимы (лат.) – *signum* (англ. *sign*) – знак, отметка, *симптом* или *предвестник*.

\*Термин возник в так называемой Косской школе, где были сформулированы принципы медицинской этики такими врачами как Асклепий, а затем Гиппократ (Асклеиады и 7 Гиппократов) (см. **Гиппократ, Медицина**).

**Симптоматика**. От греч. *symptoma* – *совпадение*. Совокупность симптомов (симптомокомплекс), присущая какому-либо заболеванию или группе заболеваний.

**Симультанный**. От фр. *simultane* – *одновременный* < от лат. *simul* – *в одно и то же время* (вместе). Протекающий в одно и то же время. Например, симультанное инфицирование бактерии двумя штаммами вирусов. Синоним – *симультантный*.

**Симультанность**. От фр. *simultane* – *одновременность* < от лат. *simul* – *в одно и то же время*. Одновременность действия факторов или целостность их воздействия.

**Симуляция**. От лат. *simulatio* – *притворство, подражание* < *simulo* – *делать похожим, уподоблять*. Синоним – *аггравация*.

**Симфиз**. От греч. *symphysis* – *срастание*. Хрящевое соединение костей, в котором имеется щелевидная полость, например, соединение лонных костей. Соединение, которое может расходиться (*гемиартроз*).

**Симфиогенез**. От греч. *syn* – *вместе, совместно*, (*phy*)*le* – *фила* (родоплеменное объединение) и *genesis* – *происхождение*. Возникновение органа за счёт соединения двух других органов.

**Симэдия**. От греч. *syn* – *вместе, совместно* и лат. *aedis* (*aedes*) – *комната*. Биологическое сообщество, образованное потомством без родителей.

**Синангии**. От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *angeion* – *сосуд*. Сросшиеся вместе группы спорангиев.

**Синантропные организмы**. От греч. *syn* – *вместе, совместно*, *anthropos* – *человек*. Животные, растения и микроорганизмы, существование которых тесно связано с человеком и его местами обитания. К *синантропам* относятся паразиты человека и домашних животных, а также животные, поедающие продукты питания и отходы (мыши, крысы, тараканы). Синантропы легко расселяются вместе с человеком по странам и континентам.

**Синапоморфный**. От греч. *syn* – *вместе, совместно*, *arō* – *от* и *morphe* – *форма*. Термин относится к общим производным

признакам, на которых основана классификация высших многоклеточных организмов.

**Синапсидный (синапсиды).** От греч. *synapsis* – *соединение* и *eidōs* – *сходство*. Буквально, *объединённый*. Считается, что первые *синапсидные тетраподы* (синапсиды), к которым относятся предки млекопитающих, когда-то эволюционно проиграли динозаврам, и их потомки – млекопитающие жили не менее 200 млн. лет в “тени” этих удивительных ящеров, волей случая освободивших 65 млн. лет назад арену жизни\* (см. **Терии**).

\*Обнаружение в 2018 г. древнего гигантского (высотой 2,5 м и длиной 4,5 м) ископаемого травоядного животного *Lisowicia bojani*\*\* из *дицинодонтов* (название означает “два собачьих зуба”) – родственника древних млекопитающих, жившего в триасовый период, говорит о том, что уже во времена самых первых динозавров жили гигантские родственники млекопитающих.

\*\*Частичный скелет животного был обнаружен в глиняном карьере около деревни Лисовице (Польша), откуда и произведено название, а также назван в честь Людвиг Боянуса – естествоиспытателя XVIII века.

**Синапсис.** От греч. *synapsis* – *соединение, связь*. Конъюгация двух пар сестринских хроматид, составляющих гомологичные хромосомы в процессе мейоза. Возникающая структура называется *бивалентом*.

**Синапсис соматический.** От греч. *synapsis* – *соединение, связь* и *soma* – *тело*. Конъюгация сестринских хроматид и конъюгация гомологичных хромосом каждой пары в политенных ядрах соматических клеток, в результате чего число хромосом становится гаплоидным. У гетерозиготных по инверсиям и транслокациям организмов, благодаря соматическому синапсису, в ядрах возникают сложные петле- и крестообразные по форме структуры политенных хромосом.

**Синапсы\***. От греч. *synapsis* – *соединение, связь, сопряжение* (контакт), где *syn* – *вместе, совместно* и *aptein* (*hapto*) – *схватывать*. Функциональные контакты, образованные отростками нервных клеток, ответственные за химическую передачу возбуждения или торможения\*\*. Различают синапсы межнейронные (контакты нервных клеток друг с другом) и органы (контакты с иннервируемыми ими мышечными, железистыми или рецепторными клетками в тканях и органах). *Синапсы* состоят из синаптического окончания, синаптической щели (её ширина различна и составляет от 25 нм до 100 мкм) и постсинаптической мембраны. Мембрана синаптического окончания и постсинаптическая мембрана связаны друг с другом в латеральных участках, называемых *puncta adherentes* – *пятна прилегания*, и отвечают за образование таких участков белки *кадхерины* (см. **Кадхерины**). *Синапсы* обеспечивают передачу возбуждения между контактирующими клетками с помощью специальных веществ – *нейромедиаторов* или *нейротрансмиттеров*, которые, диффундируя через синаптическую щель и взаимодействуя с рецепторами на постсинаптической мембране, вызывают в ней

изменения, приводящие к электрогенезу. Это так называемая *вентильная* функция синапсов – передача возбуждения только в одном направлении – от *пресинаптической* клетки к клетке *постсинаптической*. Синапсы, оканчивающиеся на дендритах, делятся на две группы: *детонаторные* и *интеграторные*. Синапсы также называют “дендритными шипиками” или “синаптическими шипиками” – выростами на поверхности отростков нервных клеток (см. также **Эфасы**).

\*Термин предложил английский физиолог, лауреат Нобелевской премии (1932 г.), Чарльз Скотт Шеррингтон (Sherrington, 1857–1952).

\*\*Считается, что на одном нейроне может оканчиваться до 30 тыс. синапсов, а головной мозг содержит до 100 млрд. нейронов и, соответственно, до 300 трлн. синапсов только в коре головного мозга, где содержится 10–14 млрд. нейронов. Не следует думать, что нервные клетки обмениваются сигналами только через синапсы. Значительные количества нейромедиаторов освобождаются и вне синапсов.

**Синаптическая пластичность.** Термин, отражающий способность межнейронных синапсов (контактов) изменять свою активность и проводимость, а также изменять своё количество. В результате изменяется активность и структура нейронных сетей\*, которая лежит в основе процесса обучения и формирования памяти. Показано, что при активации молекул, ответственных за синаптическую пластичность, важен такой нейромедиатор как L-глутамат, работающий в тандеме с “неправильной” аминокислотой D-серином (см. **Нейромедиаторы, Прунинг, Синаптогенез**).

\*Следует отметить, что модное в современной нейробиологии понятие “нейронные сети” к реальному устройству человеческого мозга, по-видимому, если и имеет, то только лишь опосредованное отношение (см. **Мозг головной**).

**Синаптический гомеостаз.** Гипотеза, согласно которой во время сна ослабевают синаптические связи между нейронами головного мозга, и, напротив, они усиливаются во время периода дневного бодрствования организма, сопровождающегося увеличением потока поступающей в мозг информации. Тем самым, синаптический гомеостаз (см. **Гомеостаз**) подготавливает мозг к восприятию новой информации. Недавно (Science, февраль 2017) было показано, что в головном мозгу спящих мышей размеры “синаптических шипиков” уменьшаются на 18 % по сравнению с образцами, взятыми перед сном. В другом исследовании также показано, что у спящих мышей в коре головного мозга и в гипоталамусе на 20 % снижается уровень белкового синтеза по сравнению с состоянием бодрствования, что согласуется с гипотезой синаптического гомеостаза. В то же время в головном мозгу спящих мышей увеличивается уровень белка *Homer1a*\*, который, как считается, регулирует переход состояний бодрствование/сон.

От англ. homer – *почтовый голубь*.

**Синаптобrevин.** От греч. *synapsis* – *соединение, связь* и лат. *brevis* – *укороченный, сжатый*. Интегральный белок цитоплазматической стороны внутриклеточных секреторных везикул (иначе, vSNARE) в нервных клетках (в терминалях аксонов) (см. **Белки слияния**).

**Синаптогенез.** От греч. *synapsis* – *соединение, связь* и *genesis* – *начало, происхождение*. Процесс образования новых синапсов в коре головного мозга, а также в ЦНС в целом.

**Синаптонемальный комплекс (СК).** От греч. *synapsis* – *соединение, связь* и *meta* – *пряжа, двойная нить*. Структура, возникающая при конъюгации гомологичных хромосом в мейозе и позволяющая выстраивать гомологичные гены строго друг против друга. Предназначен для препятствия необратимому слипанию конъюгирующих хромосом и обеспечения точного кроссинговера. СК удерживает гомологичные хромосомы на расстоянии 1000Å, позволяя им разойтись на более поздней стадии профазы мейоза I, а именно в *диплотене*. Построение СК сопровождается репликацией зет ДНК и исчезновением гетеродуплексов на стадии *пахитены* (см. **Мейоз, Зет ДНК, Пахитена**).

**Синаптосомы.** От греч. *synapsis* – *соединение, связь* и *soma* – *тело*. Везикулярные образования (пузырьки) терминалей аксонов, содержащие нейромедиаторы. При слиянии с аксональной мембраной освобождают медиаторы в синаптическую щель.

**Синартрозы.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *arthros* – *сустав*. Соединение костей без полостей (неподвижное или малоподвижное соединение). Соединение костей с образованием полостей – *диартрозы*.

**Сингамный период.** От греч. *syn* – *совместно, вместе* и *gamos* – *брак*. Период жизненного цикла многоклеточных (*Metazoa*), включающий переход от состояния гаплоидных гамет к диплоидной зиготе (период оплодотворения и связанных с ним преобразований в зиготе). Онтогенез начинается с оплодотворения, поэтому оплодотворённое яйцо – это уже развивающаяся особь (индивидуум), а не отдельная клетка многоклеточного организма. Важнейший момент сингамного периода – это стимуляция яйцеклетки (яйца) к развитию, что является специфической функцией сперматозоида\*. В процессе стимуляции яйцеклетки у некоторых животных происходит перераспределение компонентов яйца и ооплазматических факторов морфогенеза (см. **Метагамный период, Прогамный период**).

\*Заставить начать развиваться неоплодотворённое яйцо можно и с помощью неспецифических агентов (например, повышением концентрации ионов кальция или механическим проколом).

**Сингенность.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *genes*. Генетическая идентичность, например, *сингенность* между донором и реципиентом.

**Синдактилия.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *daktylos* – *палец*. Генетически обусловленное, безвредное уродство, вызванное срастанием двух и более пальцев кисти или стопы (обычно срастаются только мягкие

ткани). Чаще такие нарушения развития конечностей обусловлены мутациями в генах факторов роста фибробластов (FGF) и их рецепторов, в результате чего клетки, расположенные между пальцами, вместо того, чтобы погибнуть через апоптоз, как это положено при нормальном развитии, выживают.

**Синдекан.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и лат. *decanus* – *десятник*. Протеогликан плазматической мембраны клеток, функционирующий как рецептор коллагена и фибронектина. Цитоплазматические концы этих молекул могут взаимодействовать с кадгеринами и интегринами, что обеспечивает связь внеклеточного матрикса с корковым актиновым цитоскелетом.

**Синдесмоз.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *desmos* – *соединение* (*syndesmos* – *связка*). Соединение костей соединительной тканью (малоподвижное соединение) – *синартроз*.

*“Эксперименты, проводимые природой, в частности в наших клиниках и больницах, исторически представляли и представляют неисчерпаемый клад для учёных”.*

Роберт А. Гуд (американский иммунолог и педиатр).

**Синдром.** От греч. *syndrom* – *стечение, скопление*, где *syn* – *вместе, совместно* и *dromos* – *бег*. Совокупность признаков, имеющих общую причину возникновения (общее происхождение), и характеризующих определённое патологическое состояние организма, т. е. определённое заболевание.

Увы, Природа безжалостна и равнодушная к страданиям человека, но благостна, хотя бы тем, что даёт пытливому уму исследователя бесценный и разнообразный материал для понимания её устройства в виде бесконечных форм проявления болезней. Различные клинические синдромы служат естественными моделями, помогающими в изучении не только механизмов развития заболеваний, но для биологов и механизмов нормального функционирования организма. Отсюда коротко, синдромы – *это эксперименты, поставленные Природой*, чтобы озадачивать нас.

Большинство названий синдромов являются *эпонимами* (от греч. *epi* – *после, сверху* и *опута* – *имя*), где *эпоним* – “дающий своё имя”, и называются по фамилиям учёных и врачей, впервые описавших тот или иной синдром.

**Синдром адреногенитальный.** От лат. *adrenalis* – *надпочечный* и *genitalis* – *относящийся к половым органам*. Врождённая гиперплазия надпочечников, которая приводит к усилению продукции андрогенов корой надпочечников, что служит причиной ложного женского гермафродитизма. При этом заболевании вирилизация (маскулинизация) затрагивает только внешние половые признаки (органы), но не первичные половые органы.

**Синдром Альпорта.** Редкое генетическое заболевание, поражающее преимущественно мужчин\* (1 из 5000) и обусловленное мутацией гена, кодирующего коллагеновую цепь  $\alpha_5$  IV (коллагена типа IV). В результате мутации нарушается формирование базальной мембраны почечных клубочков, что приводит к почечной недостаточности.

\*Тяжесть поражения у женщин выражена меньше.

**Синдром Ангельмана\*** (Энгельмана). Редкое наследственное (семейное) заболевание, при котором дети отличаются гиперактивностью, выраженной худобой, маленькой головой и большим ртом с гипертрофированным языком, весёлым характером с приступами немотивированного смеха при тяжёлой умственной отсталости. Из-за ригидности мышц и “дёрганой” походки их ещё называют “детимарионетки” (“Puppet” children). Происхождение синдрома объясняют поведением 15-ой пары хромосом, которые ведут себя так, как будто обе произошли по мужской линии. Это означает, что в организме матери ещё на стадии овогенеза дедовская хромосома (хромосома отца матери) не претерпела “перепрофилирование” в материнскую (женскую) хромосому (не поменяла свой “знак происхождения”). Связано это с тем, что в хромосоме произошла небольшая мутация в специальном участке, получившем название “элемент контроля импринтинга” (ICE), который, образно говоря, как нотариус, переписывает вновь приобретённое имущество (хромосому) на счёт нового владельца. Показано, что вследствие этой мутации у больных “выключен” (или отсутствует) ген UBE3A (см. **Гены импринтированные, Импринтинг генов (половой), Синдром Прадера-Вилли**).

\*Впервые описан в 1965 г. английским врачом Гарри Ангельманом.

**Синдром Апера\***. Комплекс наследственных аномалий: дизостоз черепа, гипертелоризм, экзофтальм, синдактилия и аркообразное нёбо.

\*Описан французским педиатром Е. Апером (E. Apert, 1868–1940).

**Синдром Бартера.** Наследственное аутосомно-рецессивное заболевание, при котором наблюдается неполная реабсорбция ионов хлора ( $\text{Cl}^-$ ) из первичной мочи, приводящая к снижению уровня  $\text{K}^+$  в плазме крови, метаболическому алкалозу и развитию компенсаторного гиперальдостеронизма на фоне выраженной гипотонии. Заболевание вызывается мутациями в генах, кодирующих белки  $\text{Cl}^-$ - $\text{K}^+$ -хлоридных каналов или субъединиц белка *бартина*, входящего в состав  $\text{Cl}^-$ - $\text{K}^+$ /бартиновых каналов, экспрессирующихся клетками почек\* и в клетках некоторых отделов внутреннего уха (преддверно-улиткового органа). Поэтому синдром Бартера также сопровождается сенсорной глухотой.

\*Каналы базолатеральной мембраны эпителиальных клеток нефрона (восходящей части петли Генле), участвующих в трансэпителиальном транспорте  $\text{Cl}^-$  в почках.

**Синдром Бассена-Корнцвейга** (**Bassen-Kornzweig**). Наследственное (аутосомно-рецессивное) заболевание, характеризующееся

отсутствием в плазме крови липопротеинов с плотностью ниже 1,063 (*абеталипопротеинемия*), акантоцитозом, пигментной дегенерацией сетчатки, нарушениями кишечного всасывания (см. **Акантоцитоз**).

**Синдром Беквита-Видемана.** Заболевание, проявляющееся гигантизмом и связанное с аномальным импринтингом. При этом синдроме причиной заболевания становятся неполадки в определённом участке отцовской хромосомы из 11-ой пары, где находится сложно устроенный импринтинговый локус, содержащий несколько генов, в том числе *две копии гена инсулиноподобного фактора роста II (IGF-II)* и больше одного элемента, контролирующего импринтинг (ICE). Нарушение импринтинга приводит к резкому увеличению размеров внутренних органов (включая сердце и печень) и раннему увеличению частоты образования опухолей (даже на стадии эмбриогенеза!) (см. **Импринтинг генов (половой), Гены импринтированные**).

**Синдром Блюма.** Синдром, обусловленный мутациями в гене фермента гиразы, взаимодействующей с G- и C-богатыми участками ДНК в теломерах хромосом, характеризующихся необычными конформациями ДНК (триплексами или квадруплексами). При этом возникает спектр патологических изменений от специфических хромосомных перестроек до характерного внешнего вида больных (см. **Теломеры**).

**Синдром Bloom.** В основе синдрома лежит хромосомная aberrация, приводящая к потере гена *Brc2 (breast cancer associated gene)* – гена, ассоциированного с развитием рака молочных желёз и яичников.

**Синдром бонсай\*.** Фенотип арабидопсиса (резуховидки Таля), характеризующийся узкими листьями, недоразвитием цветков и карликовым ростом. Возникает в результате подавления активности гена BNS, участвующего в организации анафазы мейоза, и связан с его гиперметилированием в результате мутации *ddm1* в гене DDM1. Дикий аллель гена DDM1 отвечает за то, чтобы метилирование транспозонов\*\* (в данном случае они ограничивают с двух концов ген BNS), не переходило на активные гены. При синдроме бонсай, метилирование, начавшееся на этих геномных вставках, продолжается и на участках работающего гена BNS (см. **Арабидопсис**).

\*Японское искусство выращивания миниатюрных деревьев и кустарников.

\*\*Обеспечивается ферментом MET1 (ДНК-метилтрансферазой), метилирующей транспозоны по остаткам цитозина.

**Синдром Вернера\*.** Синдром преждевременного старения с аутосомно-рецессивным типом наследования (иначе, прогерия взрослых). Ускоренное старение начинается после полового созревания, в возрасте 15–30 лет, при этом наблюдается раннее поседение, облысение, изменения кожи по типу склеродермии, атеросклероз, снижение толерантности к глюкозе (диабет), двусторонняя ювенальная (ювенильная) катаракта, гипогонадизм, у женщин преждевременная менопауза. Средняя продолжительность жизни составляет около 45 лет. При этом синдроме

процесс укорочения теломер (см. **Теломеры**) происходит со значительно большей скоростью, чем в норме. Возможно, что это следствие большей пролиферативной активности клеток организма больного, регенерирующих на фоне повышенного оксидативного стресса, обусловленного мутацией в гене супероксиддисмутазы (SOD1). Показано, что фибробласты кожи больных прогерией Вернера обладают пониженным потенциалом удвоения в культуре (см. **Прогерия**).

\*Синдром впервые был описан в 1904 г. немецким врачом Отто Вернером (O. Werner).

**Синдром Верниге-Корсакова.** Развивается на фоне резко выраженного дефицита витаминов, главным образом, витамина В<sub>1</sub> (тиамина). Основные симптомы синдрома связаны со снижением памяти, критики, адекватной оценки собственного поведения, а также с рядом других физиологических нарушений. Часто причиной развития синдрома служит привычка, обусловленная повсеместным распространением быстрого, но нездорового типа питания – еды на ходу, или сэнка (от английского snack – закуска).

**Синдром Вильямса.** Опухоль почек. Причиной синдрома является делеция в 7-ой хромосоме, приводящая к появлению целой группы аномалий в развитии ребёнка, получивших название этого синдрома. Дети с этим синдромом дружелюбны и очень хорошо определяют состояние другого человека по выражению его лица.

**Синдром Вольфа-Хиршхорна.** Редкое и очень тяжёлое заболевание, приводящее к гибели в раннем возрасте, обусловленное отсутствием в геноме индивида гена *Вольфа-Хиршхорна*, содержащего повторы триплета СAG. Этот ген, локализованный в хромосоме 4 (делеция в хромосоме 4), является одним из наиболее известных в клинической генетике генов в связи с его причастностью к такому заболеванию, как *хорея Хантингтона* (см. **Хорея Хантингтона**).

**Синдром Гарднера.** Генетический синдром, характеризующийся высокой вероятностью возникновения опухолей.

**Синдром Герштмана-Штресслера-Шейнкера (GSS).** Нейродегенеративное заболевание прионного типа (см. **Прионы**).

**Синдром Гиллайна-Барре.** Характеризуется демиелинизацией нервных волокон и нарушением проведения нервных импульсов. Обусловлен нарушением синтеза некоторых интегральных белков миелиновой оболочки, удерживающих вместе многочисленные мембранные бислои, образующие изолирующую структуру нервного волокна.

**Синдром Голден Харде.** Патология внутриутробного развития, характеризующаяся отсутствием у плода части лица (челюсти).

**Синдром Готтрона\*.** Семейная *акрогерия*, наследуемая по аутосомно-рецессивному типу (от греч. акрон – *конечность* и heron – *старик*). Характеризуется врождённой гипоплазией и атрофией кожи конечностей и преждевременным старением.

\*Описан немецким дерматологом Г. Готтроном (H. Gottron, 1890–1974).

**Синдром Гудпасчера (Гудпастера)\*.** Аутоиммунное заболевание, обусловленное выработкой аутоантител против коллагена IV типа. В результате повреждаются базальные мембраны кровеносных сосудов, почечных клубочков и лёгочных альвеол, что, в свою очередь, приводит к острому васкулиту, гломерулонефриту, сочетающемуся с идиопатическим диффузным гемосидерозом лёгких, возникающим в результате лёгочных кровотечений. Клинически проявляется повторяющимися приступами одышки и анемией (чаще встречаются у детей), а при остром васкулите приводит к летальному исходу.

\*Назван по имени американского патолога (Goodpasture E. W., 1886–1960).

**Синдром Гурлера.** Лизосомная болезнь накопления, вызванная избыточным накоплением в клетках *мукополисахаридов* (МПС).

**Синдром Дауна (болезнь Дауна).** Заболевание впервые было описано в 1866 г. английским врачом Джоном Лэнгдоном Дауном под названием “монголизм”\*, поскольку для людей с синдромом Дауна характерен специфический облик лица – косой разрез глаз с выраженной складкой у внутреннего угла верхнего века – *эпикантом* (от греч. *epi* – на, *над* и *canthus* – *угол глаза*). Синдром Дауна относится к аутосомным синдромам и представляет собой наиболее часто встречающийся врождённый генетический порок (один случай на 600–800 рождений). Синдром обусловлен *трисомией\*\** по 21-хромосоме, приводящей к выраженной умственной отсталости и ряду морфологических отклонений. Обычно наблюдаются аномалии внутренних органов и внешности, такие как: небольшая круглая голова с покатым лбом, нос с низкой седловиной переносицы, уши с маленькой мочкой и гипертрофированный язык, вследствие чего рот у больных всегда полуоткрыт (см. **Дерматоглифика**). Пальцы рук короткие, толстые, вторая фаланга мизинца гипоплазирована, что ведёт к его искривлению внутрь. У мальчиков наблюдается *гипоплазия* половых органов и *крипторхизм*. Кроме того, больные синдромом Дауна быстро стареют и часто страдают особой формой болезни Альцгеймера, приводящей к преждевременной смерти (редко доживают до 40 лет). Для пренатальной диагностики синдрома, кроме кариотипирования клеток околоплодной жидкости, часто используют “тройной” тест, с помощью которого в сыворотке крови матери определяют уровень альфа-фетопротеина (АФП), который резко снижается при синдроме Дауна. При синдроме Дауна наблюдается некоторая избыточность (в 1,5 раза) фермента супероксиддисмутазы (SOD1), поскольку ген, кодирующий этот фермент, локализован на хромосоме 21. Кроме того, при трисомии по 21-й хромосоме человек обладает лишней копией гена USP25, который обычно отсутствует в клетках опухоли лёгких. Это обладание лишней копией гена USP25 резко снижает риск возникновения опухолей лёгких.

В 6 % случаев наблюдается так называемый *транслокационный синдром Дауна*, когда 21-хромосома сливается с хромосомой 13 (см. **Робертсоновские транслокации**).

\*В настоящее время этот термин в западной литературе не используется по причинам этического характера.

\*\*Механизм образования трисомии следующий: В редких случаях при созревании яйцеклетки из-за нерасхождения гомологичных хромосом (вследствие особенностей структуры центромеры) в ней оказываются две 21-е хромосомы (наиболее распространённый “материнский путь”). Оплодотворение добавляет ещё одну – отцовскую хромосому, в результате чего в зиготе уже оказываются три гомологичные 21-е хромосомы. Обычно трисомия по любым другим хромосомам ведёт к гибели эмбриона, обусловленной диспропорцией биохимических процессов в клетках. Но в случае с самой маленькой 21-ой хромосомой эмбрион выживает. В 90 % случаев болезни Дауна аномалии происходят при созревании яйцеклетки и только в 10 % – сперматозоида. Принято считать, что одной из главных причин нерасхождения хромосом является возраст роженицы, превышающий физиологический оптимум (18–25 лет).

**Синдром Ди Джорджи.** Синдром проявляется склонностью к шизофрении. У больных людей отсутствует участок на 22-ой хромосоме, в котором располагается ген *СОМТ* (один из первых генов, “обвинённых” в развитии шизофрении), кодирующий фермент катехол-о-метилтрансферазу, вовлечённую в метаболизм *дофамина*.

**Синдром Жакоб.** Дисомия по Y-хромосоме, когда в генотипе мужчины обнаруживается лишняя Y-хромосома. Генотип (47, XYY). Синдром описан в 1965 г. шотландской исследовательницей Патрисией Жакоб, изучавшей психических больных с крайне агрессивным, жестоким характером поведения. Часто носители аномалии имеют выраженную склонность к убийствам и становятся серийными маньяками. При этом у них наблюдается низкий уровень серотонина в ЦНС и отсутствует способности у сопереживанию. Синдром послужил красноречивым подтверждением идей Чезаре Ломброзо о “врождённых преступниках”. К сожалению, синдром имеет высокую частоту встречаемости 1:1000.

**Синдром Жильбера\*.** Аутосомно-доминантный синдром, представляющий собой распространённую (выявляется у 2–5% европейцев) простую семейную, хронически протекающую *холемию* (называемую также *пигментным гепатозом*), характеризующуюся умеренным интермиттирующим\*\* повышением содержания в крови непрямого (связанного) билирубина. Заболевание впервые проявляется в юношеском и молодом возрасте, в 8–10 раз чаще у мужчин, и обусловлено нарушениями внутриклеточного транспорта билирубина к месту его соединения с глюкуроновой кислотой (обычно нарушается захват билирубина микросомами сосудистого полюса гепатоцита при участии глутатион-8-трансферазы). Синонимы – *ювенальная перемежающаяся желтуха\*\*\**, *простая семейная холемия*, *семейная*

*негемолитическая желтуха, конституциональная гипербилирубинемия, идиопатическая неконъюгированная гипербилирубинемия, болезнь Жильбера.*

\*Описан впервые в 1907 г. французским врачом Gilbert.

\*\*От лат. *intermittere* – прерывать.

\*\*\*Англ. *jaundice*, греч. *icterus, ictericus* – желтуха, желтушный (иктеричный).

**Синдром Имерслунд-Гренсбека\***. Рecessивно наследуемая форма детской анемии\*\*, при которой в результате поражения кишечного эпителия нарушается всасывание витамина В<sub>12</sub>. Заболевание вызвано мутацией в каком-либо одном из двух генов, кодирующих белки, называемые “кубилин”\*\*\* и “амнионлесс”\*\*\*\*, связанных с выделительной функцией почек. Эта мутация относится к группе так называемых *мутаций основателя* и принадлежит к древнейшей из известных мутаций (см. **Мутации-основателя**). Установлено, что она возникла примерно 13600 лет назад у индивидуума-основателя в одной из предковых ближневосточных популяций и получила широкое распространение во всём мире среди арабов, турок и евреев.

\*Синдром был выявлен в 1964 г. двумя педиатрами – норвежкой Ольгой Имерслунд (Olga Imerslund) и финном Ральфом Гренсбеком (Ralph Gränsbeck).

\*\*Заболевание, как правило, проявляется у детей в первые два года жизни, и раньше приводило к летальному исходу. Такие дети обречены в последующем на пожизненные инъекции *цианокобаламина* (витамина В<sub>12</sub>).

\*\*\*От лат. *cubilis* – ложе, упор, основа и греч. *protein* – белок.

\*\*\*\*От греч. *amion* – жидкость, влага, поток и англ. *less* – меньше, в меньшей степени.

**Синдром Калмана**. Выражается нарушениями репродуктивной функции организма. При этом заболевании в гипоталамусе отсутствуют нейроны, продуцирующие гонадотропин-релизинг-гормоны (регуляторные нейропептиды). Эти нейроны в процессе онтогенеза образуются из клеток назальной области и мигрируют в мозг. При синдроме Калмана назальные клетки по каким-то причинам не могут мигрировать и гибнут. В результате гипофиз, не получающий гипоталамические стимулы, не образует гонадотропные гормоны, что и является причиной бесплодия.

**Синдром Карпентера\***. Аутомно-рецессивный порок развития, при котором нарушения, свойственные акроцефалополисиндактилии I, сочетаются с умственной отсталостью, ожирением и гипогонадизмом.

\*Синдром описан английским педиатром Карпентером (G. Carpenter, 1859–1910).

**Синдром Картагенера**. Сложная группа редких генетических нарушений (цилиопатий), при которых повреждаются гены, ответственные за формирование различных компонентов аксонемы ресничек. Например, заболевание может быть связано с первичной дискинезией ресничек

мерцательного эпителия, выстилающего лёгочные пути. При этой патологии эпителий как бы перевернут и реснички гонят ток жидкости (слизи), покрывающей слизистую дыхательных путей, внутрь лёгких, а не наружу, как это происходит в норме. Это приводит к постоянным бронхолёгочным воспалительным заболеваниям у детей. Заболевание обусловлено редчайшим сочетанием родительских генов в результате сайт-специфической рекомбинации. При этом оба родителя здоровые люди. Причина заболевания была установлена только после секвенирования геномов родителей и больного ребёнка. В то же время некоторые формы синдрома имеют чёткую наследственную основу, так как иногда заболевание поражает сибсов. Показано, что мутации в генах *DNAI1* и *DNAH5* изменяют характер активности ресничек. У таких пациентов реснички могут терять центральную пару микротрубочек или периферические дуплеты микротрубочек смещаются к центру, или, наконец, могут отсутствовать радиальные спицы (см. **Аксонема**, **“Реснитчатый лифт”**, **Синдром неподвижных ресничек**). Интересно отметить, что при синдроме Картагенера встречается диспозиция внутренних органов, когда печень расположена слева, а селезёнка – справа (см. **Реснички узловые**).

**Синдром Клайнфельтера\***. Дефект полового развития, вызванный определённой формой анеуплоидии половых хромосом, выраженной в виде дисомии по X-хромосоме у мужчин (кариотип – 47, XXY), или полисомии, когда возникают наборы XXXY, XXXXY и даже XXXXXY. Анеуплоидия вызвана нерасхождением пар женских половых хромосом в половых клетках (чаще в стареющих ооцитах). Носители дефекта в целом имеют мужской фенотип, но с некоторыми особенностями\*\*. У них недоразвиты семенники и пенис, увеличены молочные железы, удлинены конечности и слабо выражено оволосение лица и тела. Наконец, для них характерны высокий голос и пониженный уровень интеллекта. Некоторые носители дефекта не имеют никаких внешних клинических проявлений патологии, кроме бесплодия, которое обусловлено тем, что в половых железах не образуются жизнеспособные половые клетки (они погибают на стадии дифференцировки ещё в раннем детстве или в начале полового созревания). У них наблюдается также пониженный уровень тестостерона в крови (возможно как первоначальная причина). Механизм развития синдрома может быть связан с дефектами ДНК в области центромер и переизбытком некоторых генных продуктов, экспрессированных избыточными X-хромосомами (см. **Псевдоаутосомные районы**).

\*Синдром описан в 1942 г. американским врачом Гарри Клайнфельтером.

\*\*Синдром Клайнфельтера является ярким примером, подтверждающим тот факт, что определение мужского пола у человека зависит от Y-хромосомы даже при наличии любого количества X-хромосом.

**Синдром комбинированного иммунодефицита.** Редкое, тяжёлое наследственное заболевание иммунной системы, при котором Т-клетки больных не способны запускать иммунный ответ. Вызвано дефектом (мутацией) гена, детерминирующего образование белка *Orai1*\*, являющегося компонентом кальциевого ионного канала (или модулятором воротного механизма канала, который открывает и закрывает канал).

\*Белок получил название от имени одного из персонажей древнегреческой мифологии – стража, охраняющего ворота в небесное царство.

**Синдром “кошачьего глаза” (syndrome “cat eye”, CES)\*.** Редкий *геномный синдром*, связанный с тетрасомией части короткого плеча (p) 22 хромосомы (сегмент 22p11)\*\*, в которой обнаружены 14 генов-кандидатов. Картина изменений при этом заболевании очень сложная и включает отклонения в развитии скелета, лица, половых органов, сердца, почек и глаз. Затрагивается также умственное развитие ребёнка.

\*Вертикальная колобома радужной оболочки глаза.

\*\*Накапливаются данные, что патология связана с делецией большей части длинного плеча аутосомы 13 (13Δq).

**Синдром “кошачьего крика” (syndrome “cat-cry”, “cri du cat”).** Геномный синдром, обусловленный моносомией по фрагменту p15 5-ой хромосомы, возникающей в результате делеции её короткого плеча. Новорождённые дети с синдромом “*cri du cat*” издают жалобные звуки, похожие на мяуканье кошки. Болезнь характеризуется отклонениями в развитии гортани (причина изменённого крика), микроцефалией и выраженной умственной отсталостью. Фенотипически такие дети имеют лунообразное лицо с низко расположенными деформированными ушами, отличаются задержкой роста и гипертелоризмом (см. **Гипертелоризм, Дефишенси**). Синонимы – *синдром Лежена\**, *синдром 5p-15*.

\*Жером Лежен (Jerome Lejeune, 1926–1994) французский генетик и врач.

**Синдром “кровавых слёз”.** Признак, характерный для генерализованного эндометриоза, при котором клетки эндометрия распространяются по многим органам тела (кишечник, легкие, слёзные железы и т. д.) и под влиянием гормональных изменений, протекающих в процессе менструального цикла, отторгаются, приводя к кровотечениям.

**Синдром Леша-Найхана (Леш-Нихана).** Моногенное заболевание, обусловленное отсутствием гипоксантин-гуанин-фосфорибозилтрансферазы (ГГФРТ, англ. HGPRT). Наследуется как сцеплённый с X-хромосомой рецессивный признак. Сопровождается тяжёлой гиперурикемией и образованием камней мочевой кислоты, а также неврологическими нарушениями (корковый паралич, хореоатетоз, судороги и склонность к членовредительству).

**Синдром Лея (Leigh syndrome\*).** Чаще фатальное, аутосомно-рецессивное нейродегенеративное заболевание, проявляющееся уже в раннем возрасте и выражающееся торможением психомоторики

(мышечной скованностью), вызванным дисфункциями стволовой области мозга или базального ганглия. Заболевание обусловлено мутациями, по меньшей мере, в 5-ти ядерных генах, кодирующих белки митохондриального комплекса I. Некоторые случаи синдрома Лея вызываются также мутациями в генах комплекса II (*сукцинатдегидрогеназа*).

\*Описан в 1951 г. Д. Лейем (D. Leigh).

**Синдром Лиддла.** Редкая наследственная форма гипертонии, связанная с мутациями в генах\*, кодирующих белки эпителиальных натриевых каналов почек (ENaCs), в результате чего они становятся гиперреактивными и резко увеличивают реабсорбцию  $\text{Na}^+$  из первичного фильтрата в дистальных отделах почечных канальцев. В результате падает содержание  $\text{K}^+$  в плазме, увеличивается её объём и возрастает кровяное давление.

\*Мутации, происходят в генах, кодирующих  $\beta$ - или  $\gamma$ -субъединицу канала.

**Синдром Ли-Фромени\*** (**Ли-Фраумени, Li-Fraumeni cancer syndrome**). Генетическая предрасположенность к развитию онкологических заболеваний (наследственный рак груди, саркомы мягких тканей у детей), вызванная мутацией в гене-супрессоре p53\*\* (его ещё обозначают как TP53). Опухоли возникают с вероятностью 50 % до 40 лет и даже в детстве. При этой патологии нарушен механизм включения (“запуска”) апоптоза (см. **Апоптоз**). Синоним – *Фридерика-Фромени синдром*.

\*Американский терапевт (Li-Fraumeni J., род. 1933 г.).

\*\*Ген p53 называют “стражем генома”.

**Синдром ломкой (фрагильной) X-хромосомы (синдром Мартина-Белл).** От лат. *fragilis* – *ломкий, хрупкий*. Заболевание обычно не проявляется у женщин, однако передаётся их сыновьям. Клинические проявления синдрома и ломкость X-хромосомы обусловлены многократным увеличением перед первым экзоном гена FMR-1\* тринуклеотидного повтора CCG (норма от 5 до 50 повторов). В результате мутационных изменений синтез белка, кодируемого геном FMR-1, снижается или прекращается за счёт “отключения” экспрессии гена. Поскольку белок участвует в транспортировке внутри клетки молекул РНК, в его отсутствие нарушаются многие функции в клетке. Особенно страдают нейроны головного мозга. Внешне больные имеют сильно вытянутые, “лошадиные” лица, с торчащими ушами, также наблюдаются генитальные аномалии и умственная отсталость (неспособность к обучению), однако не мешающая большинству быть социально адаптированными. Кроме того, для больных с синдромом ломкой хромосомы характерны дефицит внимания, когнитивный диссонанс и тревожность. Тяжесть клинического проявления синдрома коррелирует с числом амплифицированных CCG-повторов. В последующих поколениях заболевание протекает с эффектом *антиципации*\*\*.

В экспериментах на мышах обнаружено, что мутация в гене, кодирующем p21-активируемую киназу, препятствует синтезу белка – продукта гена FMR-1. Этот факт может послужить основой для разработки терапевтических подходов в лечении заболевания, основанных на применении препаратов, подавляющих активность, или синтез p21-активируемой киназы.

\*Аббревиатура от англ. fragile X mental retardation – *задержка умственного развития при ломкой X-хромосоме*.

\*\*От лат. anticipatio – *предвосхищение*. В данном контексте – *усиление тяжести заболевания*.

**Синдром Марфана\***. Врождённое нарушение развития мезодермальных и эктодермальных тканей (заболевание относится к группе дисплазий соединительной ткани\*\*). Аутомно-доминантное заболевание с неполной пенетрантностью, при котором у разных больных может встречаться неполное сочетание *основных симптомов*. Синдром Марфана характеризуется очень высоким ростом, удлинёнными конечностями и пальцами (арахнодактилия – “паучьи” пальцы), вогнутой грудной клеткой, повышенной подвижностью суставов, а также пороками сердца и аорты (очень большой диаметр аорты при истончённой стенке (аневризма аорты), что является наиболее грозным признаком заболевания). Наконец, для синдрома нередки дефекты хрусталиков глаз (их эктопия, т. е. подвывих или смещение хрусталиков). Для синдрома Марфана характерно диспластическое тело с широким задом и неразвитой подкожной жировой клетчаткой. Заболевание относится к коллагенозам, вызванным мутациями в гене белка *фибрилина-1* (самые частые случаи, когда в определённом сайте вместо аденина стоит гуанин), а также мутациями в генах двух факторов роста (“минорных” генах) и дефектами созревания проколлагена III типа, в результате чего происходит нарушение образования поперечных сшивок между коллагеновыми фибриллами, формирующими соединительную ткань. Синоним – *гипертелоризм*.

Для синдрома Марфана характерен высокий уровень адреналина в крови, что приводит не только к развитию сердечно-сосудистых осложнений, но у некоторых лиц и к повышенной умственной активности и одарённости. Гипертелоризмом страдал фараон Эхнатон – отец Тутанхамона. Марфанистами также были такие выдающиеся и незаурядные личности, как королева Шотландии Мария Стюарт, итальянский скрипач-виртуоз Николо Паганини, у которого были так называемые “паучьи” пальцы, 16-й президент США Авраам Линкольн, президент Франции генерал Шарль де Голь, датский сказочник Ганс Христиан Андерсен, великий русский композитор и пианист С. В. Рахманинов, детские писатели С. Я. Маршак и К. И. Чуковский (Н. В. Корнейчуков), академик Л. Д. Ландау. Советский генетик В. П. Эфроимсон считал синдром Марфана генетическим признаком гениальности.

\*Впервые синдром был описан французским педиатром Бернардом-Жаном Антуаном Марфаном (B. J. A. Marfan, 1858–1942).

\*\*В настоящее время описано 240 нозологических форм дисплазий соединительной ткани.

**Синдром MELAS.** Аббревиатура англ. Mitochondrial Encephalomyopathy, Lactic Acidosis and Stroke-like episodes – *митохондриальная энцефаломиопатия, лактат-ацидоз (лактацидоз) и инсультоподобные эпизоды*. Системное, в тяжёлых случаях смертельное заболевание, начинающееся у детей после короткого периода раннего нормального развития и выражающееся в низкорослости и повторяющихся инсультоподобных эпизодах (гемипарезы, гемианопсии, корковая слепота). У некоторых больных наблюдаются миоклоническая эпилепсия, фокальные или генерализованные припадки, тугоухость, рвота и развивается деменция. Отличительный признак заболевания – лактацидоз. Заболевание возникает спорадически или наследуется по материнской линии и вызывается в 90 % случаев мутациями в гене митохондриальной\* лейциновой тРНК\*\*, что приводит к снижению синтеза митохондриальных белков.

\*Отсюда и наследование по материнской линии.

\*\*Значительно реже синдром MELAS связан с мутацией, приводящей к дефекту субъединицы MTND4, входящей в состав комплекса I дыхательной цепи.

**Синдром Менке (синдром курчавых волос).** Наследственный опосредованный коллагеноз, вызванный дефицитом медьсодержащего фермента *лизиноксидазы* и нарушением образования поперечных сшивок при созревании коллагенов. Первичная причина заболевания – нарушение метаболизма меди.

**Синдром Миллера.** Редкое генетическое заболевание, приводящее к аномалии лицевых мышц и конечностей. Обусловлен дефектами по двум генам, вызванным необычной сайт-специфической рекомбинацией нормальных родительских генов.

**Синдром Морриса (Моррисона).** Ложный гермафродитизм. Иначе синдром *андрогенной нечувствительности* или *тестикулярной феминизации*, при котором лица с мужским генотипом XY развиваются в фенотипических женщин. Связано это с тем, что в клетках отсутствуют рецепторы для андрогенов (в частности, для тестостерона), которые вырабатываются в достаточном количестве. Описана вариация синдрома андрогенной нечувствительности, при которой у детей с генотипом XY и нормальным уровнем тестостерона отсутствовал фермент 5- $\alpha$ -редуктаза, из-за чего не синтезировался дигидротестостерон. Предполагают, что синдром Морриса был у спасительницы Франции Жанны Д'Арк.

**Синдром Мюнке\*** (**венечный краниосиностоз**). Врождённое заболевание, связанное с мутацией в гене 3-го рецептора фактора роста фибробластов (FGFR3), затрагивающей высокомотабельный сайт

в 250 положении молекулы белка, приводящей к преждевременному срастанию швов черепа (см. **“Горячая точка”**, **Краниосиностоз**).

\*Молекулярно-генетическая природа заболевания была установлена в 1997 г. большим коллективом авторов под руководством немецкого генетика Максимилиана Мюнке (Maximilian Muenke), работающего в США.

**Синдром неподвижных ресничек.** Редкие генетические дефекты (цилиопатии), приводящие к половой стерильности у мужчин в результате отсутствия в аксонемах сперматозоидов *динеиновых ручек*. Эти же пациенты обычно с детства страдают хроническими респираторными заболеваниями. Подобная симптоматика характерна также для различных форм *синдрома Картагенера* (см. **Аксонема, Динеин, Синдром Картагенера**). Синоним – *синдром дискинезии ресничек*.

**Синдром Ноака.** Аутосомно-доминантный порок развития, характеризующийся акроцефалией, синдактилией и удвоением больших пальцев ног (акроцефалополисиндактилия I). Описан немецким педиатром М. Ноаком (M. Noack).

*“СПИД – классический пример гола, который человечество забило в собственные ворота”.*

Принцесса Анна, дочь английской королевы Елизаветы II.

**Синдром обнажённых лимфоцитов.** Заболевание, выражающееся иммунодефицитным состоянием, обусловленным отсутствием на поверхности лимфоцитов молекул II класса комплекса МНС. В результате при данной форме иммунодефицита в крови содержится незначительное количество CD T-клеток.

**Синдром Огдена\*.** Врождённое, сцепленное с полом заболевание, обусловленное генетическим дефектом одного из генов X-хромосомы, и проявляющееся у мальчиков “букетом” симптомов, включая толстую морщинистую кожу и нарушение сердечного ритма. Обычно новорождённые с синдромом Огдена не доживают до одного года.

\*Название синдрома дано по месту проживания семьи, у членов которой была выявлена мутация приводящая к заболеванию.

**Синдром одарённости.** От англ. *savante\** syndrome (синдром саванта). Патология мозга, сопряжённая с проявлением необычных или даже гениальных способностей в какой-либо узкой сфере деятельности (математике, музыке, живописи и т. д.). Сопровождается феноменальной памятью и развивается на фоне нарушения речи и снижения других умственных способностей, а также отсутствия нормальных социальных навыков\*\*. Вспомните главного героя фильма “Человек дождя” с участием Дастина Хоффмана (вышел на экраны в 1988 г.) и всё поймёте. Для савантов на уровне электроэнцефалографии

обнаружена так называемая транскраниальная микрополяризация. Опытным путём показано, что искусственно вызванная транскраниальная микрополяризация помогает сосредоточиваться и учиться быстрее, чем обычно может человек. Различают врождённую и приобретённую формы\*\*\* синдрома саванта. Синоним – *савантизм*.

\*От фр. *savant* – *крупный учёный*.

\*\*Саванты – это аутисты, способные видеть частности (части по отдельности), а не только целое, как это свойственно обычным людям. Для того, чтобы быть гениальным надо немножко быть аутистом, как, например, Даниэль Тамет, способный выучить новый язык за одну неделю (см. **Аутизм**).

\*\*\*Приобретённая форма проявляется вследствие развития деменции, например, возрастной, или травмы и различных повреждений головного мозга. Этот феномен говорит о наличии скрытых и не проявляющихся в обычном состоянии возможностей нашего мозга. Врождённая же форма наталкивает на мысль о наследуемости способностей, знаний и навыков.

**Синдром одностороннего пространственного игнорирования.** Тяжёлая неврологическая патология, проявляющаяся нарушениями в восприятии левой половины тела (односторонний паралич) и окружающего пространства. Обусловлена правосторонним инсультом, вызванным окклюзионными или геморрагическими поражениями в разветвлениях правой средней мозговой артерии, которая поставляет кровь во внешние области фронтальной, теменной и височной долей, а также в подкорковые области, такие как, например, островковые. Интересно отметить, что такие пациенты часто не осознают свою болезнь (см. **Анозогнозия**).

**Синдром Патау.** Редкая генетическая аутосомная аномалия у человека (встречается у 1-го из 7000 новорождённых), связанная с нерасхождением в развивающихся гаметах (яйцеклетках) 13-ой пары хромосом (трисомия 13) из-за особенностей структуры центромеры\*. Вследствие этого отклонения все клетки тела содержат по 47 хромосом. Аномалия приводит к рождению нежизнеспособных детей (продолжительность жизни которых в 90 % случаев не более одного года) с расщеплённым нёбом, а часто и расщелиной верхней губы, несоразмерно большим треугольным носом и сращёнными глазами, или даже их отсутствием, а также с дополнительными пальцами на руках и ногах (полидактилия), а также другими мультисистемными отклонениями в развитии. Как правило, наблюдаются аномалии внутренних органов – печени, поджелудочной железы, селезёнки (двойная селезёнка), сердца и почек.

\*Описана в 1960 г. Занимает второе место по частоте встречаемости среди *полных аутосомных трисомий*. В ¼ встречающихся случаев трисомия связана с передачей хромосомы в какой-либо форме транслокации (см. **Робертсоновские транслокации (слияния)**).

**Синдром Прадера-Вилли\***. Редкое генетическое заболевание с множественной симптоматикой, приводящее к органическим поражениям мозга. Дети с этим синдромом рождаются с очень малым весом, но по мере взросления у них развивается беспредельная булимия (обжорство)\*\*, в результате чего они отличаются чрезмерной полнотой и рыхлостью тела, с короткими ручками и ножками, странной формой глаз и рта, недоразвитостью половых органов, выраженной бледностью кожи и заторможенной психикой. Чаще всего дети с синдромом Прадера-Вилли появляются в тех же самых семьях, в которых временами появляются и дети с синдромом Ангельмана (см. **Синдром Ангельмана**). Заболевание считается эпигенетическим, вызванным нарушениями контроля *импринтинга*. Причиной заболевания служит попадание в яйцеклетку сразу двух материнских хромосом 15, сопровождающееся удалением 15-ой отцовской хромосомы\*\*\*. В результате включаются два гена UBE<sub>3</sub>A\*\*\*\*, вместо одного, но при этом не работают гены SNRPN и IPW, следующие за геном UBE<sub>3</sub>A, и расположенные в так называемом *элементе контроля импринтинга* (ICE) (см. **Импринтинг генов (половой)**).

\*Впервые описан в Швейцарии в 1956 г.

\*\*У больных в крови исключительно высокий уровень гормона *грелина* (см. **Грелин**).

\*\*\*В редких случаях при формировании в яичниках яйцеклетки ей может достаться не одна, а сразу две парные (гомологичные) хромосомы. После оплодотворения в яйцеклетке окажутся уже три хромосомы: две от матери и одна от отца. Обычно это заканчивается гибелью зародыша или плода – причина спонтанных аборт (кроме синдрома Дауна). Но иногда оплодотворённая яйцеклетка самостоятельно может избавиться от лишней хромосомы, только удалить она может отцовскую хромосому, оставив две материнские.

\*\*\*\*Ген UBE<sub>3</sub>A кодирует E<sub>3</sub> *убихинонлигазу*, работающую не только в лимфатических клетках, но и в *тканях мозга*, как у мыши, так и у человека.

**Синдром приобретённого иммунодефицита (СПИД)**. Инфекционное заболевание, вызываемое вирусами иммунодефицита человека (ВИЧ)\* (см. **ВИЧ**). Обусловлено истощением лимфоидной ткани и резким снижением содержания в крови CD4 Т-клеток (Т-хелперов) в результате их гибели. Инфицируются и астроциты, несущие на своей поверхности CD-4 белок. В развитии заболевания различают четыре стадии. Первую стадию описывают как *гриппоподобное состояние*, длительностью до 2-х месяцев, в течение которой происходит резкое размножение вируса, накопление вирусных частиц в крови и падение приблизительно в два раза числа Т-хелперов. Затем следует *асимптоматическая стадия* – стадия мобилизации иммунных механизмов и накопления антител к вирусу, длящаяся от 2-х до 10–12 лет. В эту стадию возрастает число CD8 Т-клеток, атакующих инфицированные вирусом клетки, и почти возвращается к норме число CD4 Т-клеток. Однако,

исчезнувший из крови вирус, накапливается на поверхности дендритных клеток в фолликулах лимфоидной ткани, где и персистирует, не уязвимый для иммунных атак. В качестве “укромного места” вирус также использует и нейроны головного мозга, отгороженные от кровяного русла гематоэнцефалическим барьером, который не могут преодолеть препараты, используемые для лечения СПИДа. При этом вирус продолжает заражать новые интактные CD4-клетки\*\*. После этого наступает *симптоматический период*, когда резко падает число CD4 Т-клеток и нарастает содержание вируса в крови. Эта стадия может продолжаться от года до трёх лет, заканчиваясь полным истощением лимфоидной ткани, и переходит в последнюю стадию, характеризующуюся различными оппортунистическими инфекциями (у молодых пациентов часто развивается *саркома Капоши*) и заканчивающуюся летальным исходом. Следует отметить, что система врождённого иммунитета при участии белка A3G могла бы илиминировать вирус из крови, но он с помощью белка VIF (NEF)\*\*\* успешно выключает этот уровень защиты. Интересно также отметить, что из мира обезьян, подобно человеку, болеют СПИДом только макаки-резус (*Macaca mulatto*). Предполагается, что макака-резус, шимпанзе и человек произошли от общего предка, жившего 25 млн. лет назад и по геному макака гораздо ближе к шимпанзе, чем к человеку (человек и шимпанзе разошлись 6 млн. лет назад).

\*Люди, устойчивые к вирусу иммунодефицита, обладают мутацией в гене, кодирующем цитокиновый корецептор CCR5, который отвечает за проникновение вируса в CD4-клетки. Эта мутация встречается только у европейцев, и возникла она около 700 лет назад как мутация, некогда защищавшая от вируса оспы (см. ВИЧ). Эпидемиология ВИЧ показывает, что в направлении с севера на юг устойчиво возрастает число заразившихся вирусом, а африканцы, вообще, не имеют устойчивости к вирусу иммунодефицита человека.

\*\*Показано, что эту дремлющую или спящую форму вируса, укрывающуюся в нишах самой иммунной системы, можно активировать с помощью соединения, получившего название *простратин*, а затем снизить число вирусных частиц до неопределяемого уровня с помощью антивирусных препаратов.

\*\*\*Белок NEF подавляет синтез белков главного комплекса гистосовместимости (МНС) класса I. В результате падает активность цитотоксических Т-клеток, способных уничтожить зараженные вирусом клетки.

**Синдром Рейе.** Специфическое поражение митохондрий клеток печени, приводящее к вторичной оротовой ацидурии\*.

\*Митохондрии оказываются неспособными утилизировать карбомилфосфат, вызывающий избыточное образование оротовой кислоты.

**Синдром Ретта.** Тяжёлое эпигенетическое психоневрологическое заболевание, связанное с нарушениями в развитии мозга, поражающее исключительно девочек\* и приводящее к серьёзным психическим отклонениям, включая острую форму аутизма с утратой способности говорить и обучаться. Заболевание связано с мутацией в гене *MeCP2*, расположенном в X-хромосоме и кодирующем *methyl-CpG-binding protein 2*\*\*, которая влияет на транспозицию одного из длинных диспергированных повторов (*LI*)\*\*\*, что, в конце концов, приводит к значительному увеличению числа вставок *LI* в нейронах мозга у таких пациентов. Заболевание обусловлено лайонизацией X-хромосомы, несущей нормальный ген, и в результате половина клеток головного мозга оказывается не в состоянии экспрессировать нормальный белок, что вполне достаточно для проявления заболевания (см. **Лайонизация**).

\*Мальчиков с этим заболеванием нет потому, что мужские эмбрионы, поражённые недугом, нежизнеспособны.

\*\*Белок связывается с метилированной ДНК и отвечает за подавление экспрессии генов

\*\*\*От англ. “long interspersed element 1” – *длинный диспергированный элемент 1*.

**Синдром Секкеля.** Тяжёлая патология развития, обусловленная внутриутробной задержкой роста плода, приводящая не только к низкорослости, но и другим аномалиям, главная из которых – *микроцефалия*. Носителей этого наследственного семейного синдрома называют также “птицеголовыми карликами”. Заболевание связано с нарушением образования белка – *перицентрина*\*, участвующего в делении клеток, а, следовательно, и в процессах развития и роста мозга и тела. Предполагают, что особый (мутантный) вариант гена *перицентрина* был свойственен людям, жившим на индонезийском острове Флорес, которые отличались низким ростом и незначительными размерами головного мозга (см. **Хоббиты**).

\*В геноме человека идентифицирован ген *перицентрина*; оказалось, что он функционирует в тесной связке с геном, участвующим в репарации ДНК (см. **Перицентрин**).

**Синдром серых пластинок.** Врождённый геморрагический диатез, при котором число пластинок (тромбоцитов) не изменено, но снижена их способность к накоплению  $\alpha$ -гранул (см. **Тромбоциты**).

**Синдром Смит-Мадженис\* (SMS).** Вызывается делецией участка 17p11,2 в коротком плече 17-ой хромосомы (выпадает примерно 5 млн. п.н.) и характеризуется множественными аномалиями, включающими брахицефалию, прогнатию и умственную отсталость. Поведение этих детей отличается импульсивностью, агрессивностью и склонностью к самоистязанию и членовредительству. Выпадающий участок в этом районе локализован между повторами размером в 200 т.п.н., что повышает вероятность неравного кроссинговера (рекомбинации), в результате чего на одной хромосоме возникает *делеция*, а на другой (гомологичной

хромосоме), *реципрокная дупликация*. Индивид, получивший хромосому с дублированным районом, будет *трисомиком* по этому району, что приведёт к умеренной задержке умственного развития и *дисморфным* расстройствам\*\*.

\*Синдром был описан в 1986 г. коллективом американских генетиков под руководством Энн Смит (Ann Smith) и Рут Эллен Мадженис (Ruth Ellen Magenis).

\*\**Dysmorphic disorder* – психическое расстройство, выражающееся недовольством своей внешностью и здоровьем, и стремлением их исправить, удалив часть тела.

**Синдром Тауби-Линдера.** Очень редко встречающееся\*, смертельное (дети обычно не доживают до 4-х лет) заболевание – остеодиспластическая примордиальная карликовость первого типа, связанная с микроцефалией (MOPD1)\*\* (см. **Микроцефалия, Примордиальный, Танатоформная дисплазия, Нанизм**). Синдром характеризуется наличием и других симптомов, а именно редких волос, очень сухой кожей, склонностью к судорожным припадкам и низкими когнитивными способностями у детей. Заболевание обусловлено мутацией в малой РНК (snRNA), входящей в состав минорной U4-сплайсосомной частицы (снурпса-4), в результате чего возникает дефект в сплайсосомах, приводящий к нарушениям сплайсинга первичных РНК многих генов (см. **Снурпсы**).

\*Исключение составляет инбредная популяция амишей штата Огайо, где носителей этого заболевания около 8 %. Поэтому мутацию следует рассматривать как мутацию основателя (см. “**Эффект основателя**”, **Синдром Эллиса-ван-Кревельда**).

\*\*Microcephalic-osteodysplastic-primordial-dwarfism-type-1.

**Синдром Тёрнера\***. В классическом варианте синдром обусловлен *моносомией* по X-хромосоме, т. е. полным отсутствием в клетках второй X-хромосомы. При этом синдроме клетки содержат аномальный кариотип (45 хромосом; 22 пары аутомосом и одна X-хромосома; 45, X0) и в то же время в них цитогенетически не выявляется половой хроматин (тельца Барра). Встречается также частичная утрата какого-либо района второй X-хромосомы. В результате в большинстве случаев заболевания для больных характерно отсутствие *примордиальных фолликулов* (гипогонадизм) или наблюдается даже полная агенезия гонад\*\*, а также гипоплазия матки и фаллопиевых труб, первичная аменорея и недоразвитие грудных желёз. Характерны также многочисленные отклонения соматического статуса, включая пороки развития сердечно-сосудистой системы (коарктация аорты), мочевыделительной системы, ЖКТ и костной системы (аномалии скелета – сращение позвонков, бочкообразная грудная клетка, черепно-лицевые дисморфии, низкий рост (не выше 150 см.) и вальгусное положение стоп) (см. **Вальгус, Коарктация**). Диагностический признак синдрома при рождении – характерные кожные складки, расположенные на шее сзади

(так называемая “шея сфинкса”) и низкая масса тела новорождённого. У женщин с синдромом Тёрнера, по-видимому, наблюдается дефицит некоторых генных продуктов, зависящий от особенностей функционирования псевдоаутосомных районов\*\*\*. Более стёртая картина может наблюдаться при мозаицизме, особенно при значительной доле клеток с нормальным кариотипом и меньшей – клеток с частичной моносомией. Клинический полиморфизм заболевания связан с вариабельностью цитогенетических изменений, которые могут обуславливать либо *овариальную дисгенезию гонад* или *тестикулярную дисгенезию*, когда в части клеток у больных имеется Y-хромосома (когда в организме индивидуума присутствуют два типа клеток: 45, X0 и 46, XY). К синдрому Тёрнера также относится патология, вызванная отсутствием части X-хромосомы (делеция её короткого плеча), как у мужчин, так и у женщин. Казалось бы, что у женщин не должно быть никаких проблем из-за наличия второй целой хромосомы. И действительно, женщины с этим синдромом выглядят вполне здоровыми, с нормальным интеллектом, однако, если дефектная хромосома унаследована от отца, то такие женщины имеют серьёзные проблемы с адаптацией в социуме. Синонимы – *XO-синдром*, *синдром Тюрнера (Turner's syndrome)*. Следует также отметить, что в случае наличия соответствующих мутаций при синдроме Тёрнера наблюдается полное проявление таких сцепленных с полом заболеваний как гемофилия, псевдогипертрофированная форма миопатии и цветовой слепоты (дальтонизма).

\*В отечественной литературе синдром обозначается как синдром **Шерешевского-Тёрнера**. В 1925 г. Н. А. Шерешевским была описана больная с первичной аменореей, низким ростом и недостаточным развитием вторичных половых признаков. Позднее (в 1938 г.) американский врач Генри Тёрнер (Turner) опубликовал клинические данные по семи больным с аналогичной клиникой.

\*\*При лапоротомии на месте гонад выявляются соединительнотканые тяжи, лишённые фолликулов.

\*\*\*За низкорослость, по-видимому, частично ответственен ген *SHOX* (short stature homeobox – *гомеобокс низкого роста*) расположенный в псевдоаутосомном районе X-хромосомы (см. **Псевдоаутосомные районы**).

**Синдром трипло-Х.** Трисомия по X-хромосоме (кариотип – 47, XXX), вызванная неравномерным распределением X-хромосом в гаметах (яйцеклетках), обусловленным дефектами центромеры. Внешне такие женщины отличаются от нормальных только высоким ростом\* и часто даже фертильны (см. **Фертильность**). Интеллект у них в пределах нормы или чуть ниже. Синоним – *XXX-синдром*.

\*Высокий рост обусловлен активностью псевдоаутосомных районов, расположенных в инактивированных X-хромосомах, в которых вырабатывается больше генных продуктов, чем в норме (при кариотипе 46, XX) (см. **Синдром Тёрнера**).

**Синдром Туретта** (Tourette, 1885). Синдром, связанный с повреждением лобных долей головного мозга. Характеризуется склонностью к неудержимому употреблению инвективной лексики\*, а также эхолалией\*.

\*От позднелат. *investiva* – *бранная речь*.

\*\***Эхолалия**. От греч. *echo* – *эхо* и *lalia* – *лепетать*. Постоянная и неконтролируемая имитация речи других людей.

**Синдром Ундины\***. От лат. *undina* – *русалка* < *unda* – *волна*. Редко встречающееся аутосомно-доминантное заболевание у детей с неполной пенетрантностью, сопровождающееся *апноэ* (остановкой дыхания) во сне, что может приводить к гибели (см. **Апноэ**). Обусловлено врождённой центральной гиповентиляцией легких и развитием во время фазы глубокого сна гиперкапнии, на которую не реагируют хемосенсоры каротидных узлов, расположенных в сонных артериях, и не отправляют соответствующие сигналы в дыхательный центр ствола головного мозга (больные не реагируют на изменение концентрации O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> в крови). В большинстве случаев причиной заболевания являются спонтанные мутации, происходящие в эмбриональный период, и затрагивающие 3 экзон гена RHOX2B, расположенного на хромосоме 4 (p-плечо). Продукт этого гена – транскрипционный фактор, участвующий в эмбриогенезе различных элементов ЦНС, включая продолговатый мозг. При синдроме Ундины в одном из доменов белка возрастает число остатков аланина, вследствие увеличения числа кодирующих аланин триплетов в гене, которых в норме должно быть не больше 20, тогда как в мутировавшем гене их больше 25 (полиаланиновая экспансия) (см. **Антиципация, Динамические мутации, Экспансия тринуклеотидных повторов**).

\*Congenital Central Hypoventilation Syndrome.

**Синдром Цельвегера**. Наследственное, смертельное уже в детском возрасте заболевание, связанное с генерализованным нарушением образования пероксисом и синтеза важнейших пероксисомных ферментов из-за мутации *фактора сборки пероксисом*. При этом заболевании наблюдается повышенное содержание жирных кислот с очень длинными боковыми цепями (ЖКОДЦ) и пипеколиновой кислоты, а также нарушение синтеза желчных кислот.

**Синдром Урбаха-Вите (Urbach-Wiethe disease)**. Редкое генетическое заболевание, не угрожающее жизни, клинически проявляющееся в виде характерных узелковых образований на коже и слизистых оболочках, возникающих в результате нарушений белкового и жирового обмена. Заболевание сопровождается также полным отсутствием у пациентов беспокойства и страха. Установлено, что причина такой редкой психической аномалии – врождённое отсутствие в мозгу у таких людей миндалевидного тела (см. **Миндалины**). Синоним – *липидный протеиноз*.

**Синдром Эдвардса**. Трисомия по 18-ой хромосоме (аутосомный синдром, встречающийся с частотой у одного из 7000 новорождённых),

вызванная неправильным распределением (нерасхождением) хромосом при гаметогенезе из-за дефектов в центромере, или иногда на стадии зиготы, что приводит к мозаицизму. Проявляется мультисистемным комплексом аномалий развития (недостаточный вес, небольшие размеры головы и рта, ямкообразный подбородок, сжатые за счёт повышенного тонуса пальцы рук, маленькие глаза, неправильной формы уши, дефекты сердечно-сосудистой системы), приводящих к нежизнеспособности ребёнка (90 % детей умирают уже в течение первого года жизни). Для синдрома Эдвардса характерны также отклонения в дерматоглифическом рисунке, а у мальчиков – крипторхизм.

**Синдром Элерса-Данлоса.** Наследственный коллагеноз с разнообразными молекулярными дефектами главным образом коллагена III типа, вызванный нарушением процессинга (созревания) его предшественников.

**Синдром Эллиса-ван-Кревельда.** Форма наследственной карликовости, распространённая в популяции Амишей\*, живущих близ Ланкастера (штат Пенсильвания), и почти отсутствующая в других популяциях (см. “Эффект основателя”). Для этой патологии также характерны *полидактилия* (см. **Полидактилия**), наличие у детей зубов при рождении и ряд других отличительных признаков.

\*Амиши (аманиты) – название потомков голландских (немецких?) протестантских религиозных сектантов (меннонитов\*\*), бежавших в Америку (США, Канаду) от гонений и живущих в настоящее время небольшими фермерскими коммунами в штатах Огайо, Пенсильвания и Индиана. Вступают в брак только с единоверцами и отличаются крайним консерватизмом жизни. Живут так, как жили их предки 300 лет назад – носят такую же одежду, используют ту же утварь, ездят на таких же конных тележках, производят продуктов столько, сколько потребляют сами – без излишков. Этот религиозный изолят, возникший от 200 первых переселенцев, характеризуется выраженным *инбридингом* на фоне “эффекта основателя”.

\*\*От имени основателя секты в 30–40 гг. XVI века Менно Симонса (Menno Simons).

**Синзоохория.** От греч. *syn* – *вместе*, *zoon* – *животное*, *choreo* – *продвигаюсь* и *-ia* – *условия*. Способ распространения диаспор в виде сухих плодов, семян и орехов, способных к длительному хранению, и запасаемых впрок некоторыми животными и птицами (белкой, бурундуком, мышами, муравьями, сойкой, кедровкой и др.). По разным причинам такие запасы не всегда поедаются. В неиспользованных “кладовках” семена при благоприятных условиях совместно прорастают, давая начало новым растениям в другом месте (см. **Элайсомы**).

**Синергиды.** От греч. *synergos* – *совместно действующий*, где *syn* – *вместе* и *ergon* – *работа*. Вспомогательные клетки яйцевого аппарата покрытосеменных растений, состоящего из двух синергид и одной яйцеклетки. Обычно синергиды меньше по размеру, чем яйцеклетка.

**Синергизм.** От греч. *synergeia* – *содружество, сотрудничество*, где *syn* – *вместе, совместно* и *ergon* – *действие*. Буквально, *совместное действие*, например, лекарственных средств, факторов.

**Синергичность.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *ergon* – *действие*. Совместность действия, например, функциональная синергичность.

**Синерезис.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *geos* – *истечение*. Явление уменьшения объёма геля за счёт потери поглощённой воды (явление, обратное набуханию геля, отделение воды от геля) (см. **Имбибиция**).

**Синестезия.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *aisthesis* – *чувство, ощущение*. Врождённое состояние психики, когда ощущения (обонятельные, осязательные, вкусовые, слуховые, зрительные) возникают не в чистом виде, а в сочетании с дополнительным чувством. Иначе, патологическое смешение чувств, возникающих при воздействии мономодального раздражителя (сенсорное смешение). При синестезии человек, например, видит “цвет музыки”. В настоящее время синестезию объясняют взаимной активацией определённых областей мозга, в норме разобъединённых функционально. *Синестеты* – представители немногочисленной категории людей, обладающие способностью смешивать ощущения.

**Синигрин.** От названия горчицы синапис (*Sinapis*) и лат. *aigre* – *острый*. Гликозид (глюкозид), содержащийся в семенах чёрной горчицы, а также в виде калиевой соли в хрене. Придаёт им специфический запах и горький вкус.

**Синкалид.** Фармацевтический препарат – С-концевой октапептид молекулы *холецистокинина*. Вызывает сокращение гладкой мускулатуры желчного пузыря, тонкой кишки и расслабление сфинктера общего желчного протока, а также стимулирует желудочную и поджелудочную секрецию и выделение желчи. В клинической практике используют как желчегонное средство при взятии желчи.

**Синкариды.** Стенотермные ракообразные, обитающие в подземных водоёмах с постоянно низкой температурой воды. Стенотермность обусловлена неспособностью единственного яйца, откладываемого самкой, развиваться при температуре выше 13 °С.

**Синкарион.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *karion* – *ядро клетки*. 1. Стадия развития оплодотворённой яйцеклетки, на которой сливаются вместе женское и мужское протоядра, в результате чего возникает *зигота* – первая клетка будущего организма. Другими словами, диплоидное ядро зиготы после слияния гаплоидных пронуклеусов яйцеклетки и сперматозоида в процессе оплодотворения\*. 2. Гибридная клетка, возникшая в результате слияния диплоидных соматических клеток, в которой сливаются и ядра (см. **Гетерокарион**).

\*Гаплоидное состояние в онтогенезе у подавляющего большинства организмов весьма кратковременно. Исключение составляют лишь самцы

некоторых перепончатокрылых, сохраняющих гаплоидность в течение всей жизни.

**Синкарпный гинецей.** От греч. *syn* – *вместе* и *karpos* – *плод*. Гинецей, образующийся в результате срастания боковых стенок плодолистиков с сохранением целостности полости каждого плодолистика. При этом число гнёзд соответствует числу плодолистиков. Для него характерен угловой тип плацентации.

**Синкопа.** От греч. *synkore* – буквально, *обрубание, сокращение*. Глубокий обморок с потерей сознания (синкопальное состояние, возникающее при резком падении артериального давления).

**Синоатриальный.** От лат. *sinus* – *изгиб, извив, пазуха* и *atrial* – *преддверие*. Относящийся к венозному синусу и правому предсердию сердца. Синоним – *синусо-предсердный*.

**Синоатриальный узел (СА).** От лат. *sinus* – *изгиб, извив, пазуха* и *atrial* – *преддверие*. Узел (водитель ритма сердца), расположенный в стенке правого предсердия вблизи места впадения в него верхней полой вены. Частота разрядов СА в покое у человека составляет ~ 70 в 1 мин. СА-узел – пейсмейкер первого порядка, его также называют *номотонным* центром, что означает нормально расположенным центром возбуждения (см. **Пейсмейкер**).

**Синовиальные клетки.** От синовия. Клетки, выстилающие полости суставов и секретирующие синовиальную жидкость (синовию), смазывающую сустав и питающую суставной хрящ (см. **Синовия**).

**Синовиома.** От синовия и *ома* – *опухоль, вздутие*. Опухоль, поражающая сустав или сухожильное влагалище и возникающая из синовиальных клеток.

**Синовия.** От греч. *syn* – *вместе* и *ovum* – *яйцо*. Вязкая жидкость (“суставная смазка”), выделяющаяся синовиальной оболочкой в полость сустава и смазывающая суставные поверхности. Осуществляет также питание суставного хряща. *Синовия* содержит гиалуроновую кислоту. Синоним – *синовиальная жидкость*.

**Синонимичные мутации.** От греч. *synonymia* – *одноимённость*. Мутации, не изменяющие смысл кодона. Синонимичность обусловлена вырожденностью кода, вследствие чего *кодоны-синонимы* имеют одно и то же значение, и их взаимопревращение не приводит к замене аминокислот в белках\*. Например, кодоны CGU, CGC, CGA, CGG, AGA и AGG все кодируют аргинин. Синонимы – “*молчащие замены*” или “*молчащие мутации*“, а также “*нейтральные замены*”\*\*.

\*И всё же такие мутации могут приводить к фенотипическим изменениям, тормозя или ускоряя биосинтез белка, кодируемого мутировавшим геном, поскольку в клетках могут быть разные количества синонимичных тРНК.

\*\*В генах “домашнего хозяйства” у млекопитающих, например, гистоновых генах наблюдается очень высокий уровень молчащих мутаций, локализованных в третьем положении кодонов, что является

свидетельством случайного генетического дрейфа селективно нейтральных форм генов.

**Синостоз.** От греч. *syn* – *вместе* и *osteon* – *кость*. Неподвижное соединение костей костным веществом.

**Синотия.** От греч. приставки *syn* – *вместе, совместно* и *otus* – *ухо*. Врождённый порок, характеризующихся сращением, сближением нижних частей ушных раковин.

**Синтазы.** От греч. *synthesis* – *соединение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, катализирующие реакции, обратные реакциям, катализируемым *лиазами* (см. **Лиазы**).

**Синтаксин.** От греч. *syntaxis* – *составление* и *protein* – *белок*. Интегральный белок плазматической мембраны (мембраны-мишени) в синаптических терминалях нервных клеток. Иначе его обозначают как t-SNARE (см. **Белки слияния**).

**Синтения.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *tenu* – *нить* (англ. *ribbon* – *лента, узкая полоса*). В общем смысле термин “синтения” означает принадлежность двух или более генетических локусов к одной хромосоме. Иначе, два удалённых друг от друга локуса, которые локализованы в одной хромосоме, являются *синтенными*. Другое значение термина “синтения” – консервативность (сохранность) расположения генов в хромосомах у разных видов (иначе, явление *гомеологии* участков хромосом у разных видов). Отсюда, идентичные гены, расположенные в гомеологичных элементах хромосом разных видов, называют *синтенными*. *Консервативная синтения* – когда два или более гомологичных гена у двух разных видов расположены в одной хромосоме. В настоящее время уже хорошо известно, что протяжённые районы хромосом одного вида присутствуют в хромосомах других видов. Так, например, геномы человека и мыши характеризуются широкой синтением. Явление синтении используют для выявления гомологичных болезней человека у животных.

**Синтенные локусы.** От греч. *syn* – *вместе, совместно*, *tenu* – *нить* и лат. *locus* – *место*. Генетические локусы, относящиеся к одной и той же хромосоме (буквально, *расположенные в той же нити ДНК*).

**Синтетазы.** От греч. *synthesis* – *соединение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Класс ферментов, катализирующих реакции соединения молекул.

**Синтетическая биология (СБ).** Новое направление в современной генной инженерии\* (биология + инженерия), призванное заниматься искусственными живыми системами, обладающими заранее заданными свойствами, а также генными сетями\*\*. Некоторые представители этого направления надеются создать полностью искусственные организмы (первоначально клетки) с немислимыми для обычных организмов свойствами. Например, под руководством американского исследователя Джорджа Черча, который идентифицировал 151 компонент, необходимый для функционирования минимальной клетки, проводится работа

по синтезу искусственных “запчастей” (“конструкторских деталей”), с помощью которых учёные надеются собрать полностью искусственную клетку. Таким образом, синтетическая биология призвана изучать живые организмы через их создание, а не через разложение на составные части\*\*\*, что позволит пролить свет на происхождение жизни и возможности её существования во Вселенной. Достижениями СБ является: 1. Воссоздание по частям (реконструирование) генома бактериофага-17. 2. Создание нового вируса полиомиелита путём получения из фрагментов полноценной вирусной ДНК, длиной в 7500 пар оснований, с добавлением соответствующих вирусных белков и ферментов. При этом синтетические вирусные частицы в тестах на мышах оказались в 1000 раз менее патогенными, чем природный вирус. 3. Создание в 1999 г. “генетического тумблера”. 4. Создание в 2004 г. РНК-риборегулятора (“рибопереключателя”). 5. Создание на основе *Mycoplasma genitalium* минимального генома\*\*\*\*. 6. Впечатляющими являются работы по созданию на основе *E. coli* флуоресцирующего биологического детектора тринитротолуола (ТНТ) – “генетического миноискателя”. Наконец, в 2010 г. под руководством Крейга Вентера (J. Craig Venter) осуществлён перенос генома *Mycoplasma mycoides*, собранного из отдельных фрагментов (как бы искусственный геном) и содержащего интродуцированный в него ген *алкосинтазы* (алкогольсинтетазы), в клетку родственной бактерии *Mycoplasma capricolum*, которая в результате изменила своё метаболическое “поведение” и “лицо”. Однако в результате процесса трансплантации генома в новом химерном организме перестали функционировать 14 из привнесённых генов.

\*Началом синтетической биологии считается 1989 г., когда Стивен Беннер (Steven A. Benner) из ЕТН (Eidgenössische Technische Hochschule) в Цюрихе создал ДНК, содержащую не четыре, а шесть букв генетического алфавита.

\*\*В большинстве случаев гены не работают поодиночке, а являются компонентами сложных генных сетей, где каждый ген постоянно влияет на экспрессию других генов, создавая сложнейшую мозаику активности (образно, возникающую картину активности можно сравнить с поверхностью воды, на которую падают крупные капли дождя).

\*\*\*Всё это очень созвучно выражению Ричарда Фейнмана: “То, что я не могу построить, я не могу понять”.

\*\*\*\*Последовательно убирая из генома микоплазмы гены учёные установили минимально необходимое для жизни число генов (265–350), получив и запатентовав микроорганизм под названием *Mycoplasma laboratorium*. На основе такого минимального генома, путём добавления в него искусственных генов, можно создавать новые микроорганизмы с заданными свойствами. Эти работы были проведены под руководством Крейга Вентера в Институте Крейга Вентера (J. Craig Venter Institute) в Роквилле, штат Мэриленд (США).

В рамках СБ планируется создание новых бактерий, способных производить биотопливо или водород, трансформируя солнечную энергию, или микроорганизмов, разрушающих нефть (в случае утечки)\*\*\*\*\*, или токсические вещества (например, диоксины). Интересно также создание симбионтных человеческому организму бактерий, способных уничтожать холестерин.

\*\*\*\*\*При аварии на нефтяной платформе в Мексиканском заливе уже апробировали некоторые виды таких бактерий.

**Синузии.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и лат. *usus (us)* – *употребление вместе, пользование*. В экологии – небольшие сообщества, сохраняющие свою индивидуальность и ясно отграниченное пространство обитания. Иначе, арена жизни микроассоциаций организмов (например, ствол мёртвого дерева или труп животного). Синузии существуют непродолжительное время, их автономность относительна. Синузии определяют как “кусочки” биоценозов.

**Синуклеин (альфа-синуклеин,  $\alpha$ -синуклеин).** От греч. *syn* – *вместе, совместно*, *nucleus* – *ядро* и *protein* – *белок*. Небольшой нейронный белок, содержащий 140 аминокислотных остатков\*. Кодирован геном SNCA, локализованным в хромосоме 4 (4q21). Способен к прионоподобной агрегации, в силу чего считается одним из главных факторов, провоцирующих возникновение и развитие болезни Паркинсона. При этом заболевании его структура нарушается, становится неупорядоченной и аморфной, что приводит к возникновению нерастворимых белковых агрегатов (телец Леви), вызывающих гибель резидентных нейронов\*\*. В 2017 г. было обнаружено, что повышение уровня альфа-синуклеина (в том числе и дефектного) в дофамин-продуцирующих нейронах “чёрной субстанции” при болезни Паркинсона связано с нарушениями в работе лизосом, вызванными накоплением в клетках окисленной формы дофамина, которую называют “плохим дофамином”, а накопление окисленной формы дофамина в нейронах, в свою очередь, связано с дефектами в работе митохондрий (см. **Дофамин, “Молекулярные пинцеты”, Болезнь Паркинсона, Нейродегенерация**). Синоним – *паркин* (см. **Паркин**).

\*Обнаруживается преимущественно в пресинаптических терминалях. Предполагают, что синуклеин способствует освобождению дофамина в синаптическую щель.

\*\*Болезнь Паркинсона может быть ассоциирована с редкими миссенс-мутациями в гене SNCA, но чаще с его мультипликацией (дупликацией или трипликацией).

**Синус.** От лат. *sinus* – *изгиб, извив, пазуха*. 1. Канал в кровеносной или лимфатической системе, не содержащий характерных для сосудов оболочек (например, синусы мозга, аортальные синусы, каротидные синусы). 2. Пазуха (полость в кости или другой структуре). 3. Свищ – канал, сообщающийся с гнойной полостью.

**Синхондроз.** От греч. *syn* – *вместе, совместно* и *chondros* – *хрящ*. Соединение костей хрящом (неподвижное или малоподвижное соединение).

**Синцефалон.** От греч. *syn* – *вместе* и *kerhalon* – *голова*. Головная капсула или сложная голова, покрытая хитином и состоящая из головной лопасти (акрона) с антеннулами и четырёх головных сегментов, несущих антенны, верхние челюсти (мандибулы) и две пары нижних челюстей (максиллы и максиллулы). Синцефалон свойственен некоторым ракообразным.

**Синцитиальная бластодерма.** Первая стадия развития яйца у насекомых (например, у дрозофилы), на которой происходит многократное деление ядер, при котором ядра не разделяются клеточными мембранами. После образования 2-4 тысяч ядер они мигрируют к поверхности яйцеклетки и формируют настоящие клетки (разделяются клеточными мембранами) – стадия *клеточной бластодермы* (*целлюлярная стадия*) (см. **Синцитий, Бластодерма**).

**Синцитий.** От греч. *syn* – *совместно, вместе* и *kytos* – *клетка* (*вместилище*). Крупное цитоплазматическое образование, содержащее много ядер, и не разделённое на отдельные отсеки (территории). Возникают как результат отсутствия цитотомии при делении клеток, или вследствие слияния клеток. Примеры синцитиев: 1. Волокна скелетных мышц у позвоночных, в которых могут быть сотни ядер, и которые образуются путём слияния множества *миобластов\**. 2. Эпидермис у ленточных червей. Синонимы – *соклетие, ценоцит, симпласт*.

\*Некоторые мышечные клетки моллюсков представляют собой *безъядерные синцитии*.

**Синцитий плацентарный.** Анатомическая структура плаценты, возникающая из синцитиального трофобласта и устанавливающая функциональную связь, обеспечивающую обмен веществ между сосудистыми системами плода и матери. Площадь поверхности, образуемая плацентарным синцитием, за счёт наличия на его поверхности хорионических ворсинок, составляет около 5 м<sup>2</sup>, а общая длина ворсинок, несущих внутри капилляры плода, около 50 км (см. **Синцитиальный трофобласт**).

**Синцитиальный трофобласт.** От греч. *syn* – *совместно, вместе*, *kytos* – *клетка*, *trophe* – *питание* и *blastos* – *росток*. Внешний слой трофобласта зародыша человека, формирующий ворсинки хориона и обеспечивающий уже к концу 2-ой недели внутриутробного развития поступление питательных веществ в зародыш из крови матери, циркулирующей в межворсиночных пространствах плаценты. Представляет собой *синцитий* (симпласт), образующийся путём слияния множества клеток\* и содержащий гигантские фрагментированные ядра. Другими словами, синцитиотрофобласт – “агрессивная” ткань, способствующая внедрению (инвазии) ворсинок хориона в ткани матки,

вырабатывающая гистолитические ферменты. Обеспечивает трофические функции (всасывание питательных веществ и кислорода из крови матери, перенаправляя на себя её поток)\*\* (см. **Инвазия, Плацента, Трофобласт**).  
Синонимы – *синцитиобласт, синцитиотрофобласт*.

\*Экспериментально показано, что процесс слияния клеток в ходе развития плацентарного синцитиобласта может быть инициирован белками Syncytin1, Syncytin2 и EnvPb1, которые кодируются соответствующими генами вирусного происхождения (белки оболочки эндогенных вирусов, представляющих собой сохранившиеся и экспрессирующиеся вирусные фрагменты, способные нарушать целостность плазматических мембран) (см. **Эндогенные вирусы**).

\*\*Эта функция обеспечивается благодаря особым свойствам клеток *цитотрофобластов* (подстилающих слой *синцитиотрофобластов*, формирующих ворсинки хориона), которые, морфологически трансформируясь, замещают собой клетки эндотелия материнских сосудов, как спиральных артерий, так и вен (процесс называется *ремоделированием* материнских сосудов). В результате материнские артерии расширяются, теряя тонус, и в конце первого триместра открываются в пространство между ворсинками хориона (плавающими ворсинками), заполняя его материнской кровью, несущей кислород и питательные вещества. Таким способом максимизируется процесс питания плода и удаления его отходов (см. **Цитотрофобласты, Хорионические ворсинки**).

**Синэкология.** От греч. *syn* – *вместе* и *экология*. Раздел экологии, анализирующий отношения между особями, принадлежащими к разным видам данной группировки организмов, а также между ними и окружающей средой. Синоним (условный) – *биоценология*.

**Синэкспрессия.** От греч. *syn* – *вместе* и лат. *expressio* – *выдавливание, выжимание*. Понятие, характеризующее классы генов, отличающиеся сходством экспрессии.

**Сирингомиелия.** От греч. *syrix* – *дудка, свирель* и *myelos* – *костный мозг*. Заболевание спинного мозга, характеризующееся образованием полостей и разрастанием глиозных клеток. Заболевание связано с нарушениями функционирования эпендимы (см. **Эпендима**).

**Сиртуины (Sirtuins).** Семейство белков-ферментов, кодируемых различными вариантами гена **SIR2\***, и участвующих в процессах “упаковки ДНК” (формирования хроматина) и поддержания целостности хромосом. Влияют на продолжительность жизни организмов и способность переносить биологические стрессы (предупреждают преждевременное старение организма).

Показано, что *Sirt2* модифицирует белок микротрубочек *тубулин*, *Sirt3* влияет на выработку энергии митохондриями и температуру тела, мутации в гене белка *Sirt6* приводят к преждевременному старению организма (см. **Прогерия**). **Обнаружено, что препараты, полученные**

**из корня жень-шеня, стимулируют выработку сиртуинов** (см. Фисетин).

**\*SIR2 ген.** От англ. *silent information regulator* – буквально, *регулятор замалчивания информации*. Дрожжевой ген, разные варианты которого обнаружены у большого количества организмов, от дрожжей, лейшманий, малярийного плазмодия, круглых червей и дрозофилы до человека. Относится к семейству генов, кодирующих белки *Sirtuins* – регуляторы механизма выживания (у человека аналогом гена SIR2 является ген SIRT1\*\*). Белок Sir2 в дрожжевых клетках катализирует *деацетилирование* гистонов, в результате чего ДНК скручивается сильнее, и область ДНК, с которой копируются избыточные копии рДНК, становится недоступной для соответствующего фермента, что увеличивает продолжительность жизни дрожжевых клеток. В принципе белки Sir2 удерживают гены в “молчащем состоянии”. Увеличение числа копий гена **SIR2** сопровождается увеличением продолжительности жизни у дрожжей, дрозофилы и особенно сильно у элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*).

**\*\*У млекопитающих ген SIRT1** ответственен за сохранение состояния здоровья и увеличение продолжительности жизни в условиях снижения общей калорийности пищи. Биологические стрессирующие факторы (от голода до экстремальных температур) повышают активность гена SIRT1, что приводит к повышению стабильности ДНК, активации репаративных и защитных механизмов, повышению скорости энергообмена, улучшению координации реакций на стресс, и всё вместе – к увеличению продолжительности жизни клеток и организма. Белок Sirt1 катализирует *деацетилирование* широкого спектра белков в ядре и цитоплазме, что в целом отсрочивает *апоптоз* и увеличивает сохранность клеток. Одним из модуляторов гена SIRT1 является компонент красного вина *резвератрол* (см. **Резвератрол**).

**“Система вознаграждения”.** Структура головного мозга, представляющая собой сложную сеть нервных клеток, реализующих положительное подкрепление (поддержание) тех форм активности, которые обеспечивают выживание и размножение\*. Механизм поддержания связан с формированием в мозгу двух видов ощущений – чувства удовольствия (гедонии), возникающего во время еды и занятий сексом и желанием (стремления) это состояние переживать снова и снова. “Система вознаграждения” образована двумя звеньями – звеном, обеспечивающим мотивацию и стремление получить удовольствие и, скорее всего, не связанного с приятными ощущениями, и звеном, отвечающим за возникновение чувства удовольствия. Отвечает за возникновение острого желания, в том числе непреодолимого стремления к приёму наркотиков, дофаминовая система мозга. Она представлена нервным путём, соединяющим сеть мезолимбических нейронов, расположенных в вентральной области покрышки (ВОП) у основания мозга (возле ствола мозга) и вырабатывающих

нейротрансмиттер дофамин, и чувствительных к этому медиатору нейронов прилежащего ядра (*nucleus accumbens*), которое примыкает к основанию переднего мозга. Стимуляция этой системы заставляет животное или человека повторять те формы поведения или активности, которые ранее приносили удовольствие и блаженство (стимуляция заставляет желать стимуляцию), но не вызывает само чувство удовольствия. Молекулярно-клеточные изменения в этой системе, возникающие при приёме наркотиков, лежат в основе наркотической устойчивости и зависимости. Само же чувство удовольствия связано с зонами так называемых “гедонических точек”, взаимодействующих с сетью дофаминовых нейронов, стимуляция которых усиливает ощущение удовольствия. Одна такая точка находится в медиальной оболочке (внутри прилежащего ядра), другая – в вентральном паллидуме, который связан с прилежащим ядром (см. **Паллидум**). В эту систему также входят нейроны поясной коры, формирующей кольцо вокруг мозолистого тела и нейроны орбитофронтальной коры, выделяющие *энкефалины* (см. **Энкефалины**, **Анандамид**). Синонимы – “*система подкрепления*”, “*система удовольствия*”.

\*Анатомические зоны мозга, обеспечивающие положительные подкрепления в поведении животных, были обнаружены в 50-е годы XX века Джеймсом Олдсом (James Olds) и Питером Милнером (Peter Milner) из Университета Макгилла (США), которые проводили эксперименты с использованием электрической стимуляции мозга (так называемые “электроды удовольствия”). (*В настоящее время считают, что эти области мозга больше связаны с формированием желаний, а не чувства удовольствия!*). Эйфория, порождаемая приёмом наркотиков, также связана со стимуляцией “системы вознаграждения”. В экспериментах на животных (крысы, низшие приматы) показано, что наркотическое удовольствие для них предпочтительнее естественных форм стимуляции “системы вознаграждения”.

**Систола.** От греч. *systole* – *стягивание* (сокращение). Ритмически повторяющаяся фаза сокращения сердца, наступающая вслед за его расслаблением (диастолой). Во время систолы желудочки сердца выбрасывают кровь в крупные артерии (аорту и лёгочный ствол). Систоле желудочков предшествует систола предсердий.

**Сифилис\*.** Острое, переходящее в хроническую форму инфекционное венерическое заболевание. Вызывается бледной трепонемой (*Treponema pallidum* или *Spirochaeta pallida*), передающейся чаще всего половым путём (не исключается и бытовой путь, а также конгенитальный\*\*). Диагностический признак сифилиса – “ожерелье Венеры” – сыпь вокруг шеи. В тропических регионах встречается невенерическая форма заболевания, передающегося при прямом контакте через кожу. Согласно одной из теорий сифилис стал передаваться половым путём только после попадания в более суровые, чем в тропиках, климатические условия Европы. Синонимы – *люэс*, “*французская болезнь*”.

В древнегреческой мифологии существует понятие о “морových стрелах Аполлона”. У латинян *зараза* олицетворялась в образах мифических злых жён, носящих имена Pestis и Lues. Отсюда происходит название бактерии, возбудителя чумы, *Yersinia pestis*. Общеупотребительное название в европейских языках венерического заболевания сифилиса – *люэс* связано с именем другой *заразы*, носившей имя Lues.

\*Заболевание впервые описал итальянский учёный, которого можно считать первым эпидемиологом, Джироламо Фракасторо (1478–1553)\*\* в поэме, герой которой пастух по имени Сифилус своими насмешками возбудил гнев Бога Солнца и тот покарал его болезнью. Считается, что сифилис в Европу привезли из Южной Америки члены экспедиции Колумба в 1495 г.

\*\*Врождённый.

\*\*\*Основной труд “О контагии, о контагиозных болезнях и лечении”, 1546 г.

**Сифоногамия.** От греч. siphon – *трубка*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Процесс оплодотворения, при котором сперматозоиды переносятся пылевой трубкой (см. **Ангиогамия**, **Хорогамия**).

**Скапус.** От лат. scapus – *стебель, стержень*. 1. В ботанике – ствол, безлистный стебель, стрелка. 2. В энтомологии, рукоятка усика.

**Скарификация.** От лат. scarificare – *надрезать, царапать* (англ. scar – *шрам, рубец*). Нанесение надрезов, царапин при, например, вакцинации. Выполняется стилетом – скарификатором.

**Скарлатина.** От ит. scarlattina < лат. scarlet – *алый* (scarlet fever – “*алая лихорадка*”). Острое инфекционное, экзантемное заболевание, вызываемое определёнными штаммами стрептококков группы А (*Str. aureus*), продуцирующими *эритрогенный токсин\**, действующий как суперантиген. Заболевание характеризуется “малиновым” языком, лихорадкой, общим недомоганием, генерализованной сыпью.

\*Ген токсина у этих стрептококков содержат лизогенизирующие бактериофаги.

**Скатол.** От греч. skatos (skor) – *кал*. Гетероциклическое соединение – *метилиндол* – продукт превращения аминокислоты *триптофана* (в результате реакции декарбоксилирования) в процессе бактериального гниения белков в толстом отделе кишечника. Содержится в кале и придаёт ему характерный фекальный запах.

**Скатофаги.** От греч. skatos – *кал* и phagos – *пожирающий*. Организмы, питающиеся калом (фекалиями, экскрементами), например, жуки-навозники (скарабей).

**Скафогнатит.** От греч. scapha – *лодка* и gnathos – *челюсть*. Анатомическая структура дыхательной системы, например, у зелёного краба или речного рака, представляющая собой вёслообразную часть второй максиллы, обеспечивающую своим движением приток свежей воды к жабрам.

**Сквален.** От лат. *squaleo* – *быть покрытым коркой, быть шероховатым, жёстким*. Широко распространённый в живой природе\* ненасыщенный углеводород  $C_{30}H_{50}$  из группы ациклических тритерпенов. При окислительной циклизации сквалена возникают тритерпеноидные стеринны, в частности *ланостерин* (ланостерол) или *циклоартенол*, которые у растений превращаются в различные стероиды. У животных и дрожжей также через спирт ланостерол из сквалена синтезируются стероиды и, в частности, холестерол ( $C_{27}H_{45}OH$ ).

\*Сквален в больших количествах присутствует в печени акул, а также в растительных маслах (оливковом и льняном). Очень полезные для здоровья человека семена псевдозлакового растения *амаранта* (название буквально означает “отрицающий смерть”) также содержат в больших количествах *сквален*, обладающий антиоксидантными свойствами.

**Скволамин.** От лат. *squolor* – *шероховатость, шершавость* и *амин*. Биологически активное вещество, получаемое из кожи акул, обладающее свойствами природного антибиотика. Это удивительное вещество подавляет также развитие вирусов.

**Сквамозный.** От лат. *squama, squamae* (англ. *squama\**) – *чешуя, кожица, шелуха, плёнка* и *-osis* – *состояние*. Чешуйчатый. Покрытый чешуйками. Относящийся к чешуе. Например, *сквамозный лишай*.

\*Тонкая костная пластинка, роговая чешуйка (англ. *scale*), катаракта.

**Скелет.** От греч. *skeleton* – *высохшее тело*. 1. В общем смысле остов, каркас, основа. 2. Совокупность костей и хрящей, образующих внутренний каркас тела (эндоскелет) у позвоночных животных. Скелет создаёт архитектуру тела и поддерживает его форму и обеспечивает локомоцию. 3. Эндоскелет: а). Внутренний скелет у некоторых форм простейших (у радиолярий в виде спикул из кремнезёма). б). Внутренняя раковина у каракатиц. 4. Экзоскелет (кутикулярный хитиновый скелет членистоногих, рост которых происходит в результате линек). 5. Гидростатический скелет мягкотелых.

**Скирр.** От греч. *skirros* – *твёрдый*. Фиброзный рак, с преобладанием стромы (соединительной ткани) над раковой тканью, например, одна из форм рака молочной железы. Отличается медленным ростом опухоли.

**Скиррозный.** От греч. *skirros* – *твёрдый*. Уплотнённый, твёрдый. Термин чаще применяют для характеристики опухолевой ткани, имеющей фибриллярную структуру (в противоположность *медуллярной* структуре).

**Склера.** От греч. *sklera* – *твёрдая* (*skleros* – *твёрдый, сухой*). Наружная плотная (белочная) оболочка глаза, поддерживающая и сохраняющая его форму и целостность. К склере прикрепляются сухожилия глазодвигательных мышц.

**Склереиды\***. От греч. *skleros* – *твёрдый* и *eidos* – *сходство, вид*. Специализированные клетки сложных растительных тканей, имеющие прочные твёрдые стенки, разбросанные поодиночке (опорные клетки – *идиобласты*) или группами по всему телу растения (например, *склереиды*

спелых плодов груши, айвы). Склерейды возникают в результате процесса склерификации (см. **Склеренхима**, **Идиобласты**). Синоним – *каменистые клетки*.

\*В скорлупе орехов или косточковых плодов (виноградные косточки) *склерейды* формируют сплошные слои.

**Склеренхима.** От греч. skleros – *твёрдый* и enchyma – *наполняющее, налитое*. Механическая растительная ткань, состоящая из толстостенных одревесневших (мёртвых) клеток (в отличие от колленхимы). Различают два типа клеток склеренхимы – *склерейды* (каменистые клетки) и волокна (ксилемные волокна – волокна *либриформа*, флоэмные волокна – лубяные волокна).

**Склериты.** От греч. skleros – *твёрдый*. Отдельные сегменты (пластинки), на которые разделена покровная кутикула членистоногих. Склериты соединены между собой сочленовными мембранами, что обеспечивает подвижность членистоногих (см. **Стерниты**).

**Склеробласты.** От греч. skleros – *твёрдый* и blast – *росток*. Клетки стенки тела губки, в которых формируются скелетные элементы – *спикулы* (см. **Спикулы**).

**Склероз.** От греч. skleros – *твёрдый* (sklerosis – *затвердевание, уплотнение*). 1. Сужение просвета кровеносных сосудов на почве воспаления за счёт разрастания соединительной ткани. 2. Ригидность сосудистой стенки.

**Склеротеста.** От греч. skleros – *твёрдый* и лат. testa – *черепаха, черепок (кувшин)*. Слой кожуры зрелого семени, обеспечивающий ей механическую прочность и лежащий под *саркотестой* (см. **Саркотеста**).

**Склероции.** От греч. skleros – *твёрдый* и kytos – *клетка*. Общее название плотных сплетений гиф, из которых могут формироваться органы плодоношения у паразитических сумчатых грибов, например, у спорыньи, поражающей хлебные злаки во время их цветения (см. **Мицелий**, **Плектенхима**). У некоторых грибов склероции заполнены запасными питательными веществами, и в этой форме они могут переживать неблагоприятное время года. Так, например, у слизевиков *склероций* – это затвердевший, покоящийся плазмодий\* – форма переживания неблагоприятных условий жизни. Синоним – *клавус* (“рожок” спорыньи)\* (см. **Клавус**).

\*В этом состоянии слизевик может находиться многие годы.

\*\*Рожки спорыньи содержат большое количество алкалоидов – производных лизергиновой и изолизергиновой кислот, а также клавинные алкалоиды (см. **Эрготизм**).

**Склерофиты.** От греч. skleros – *твёрдый* и phyton – *растение*. Растения засушливых мест обитания, которые в результате приспособления приобрели жесткие и сухие листья и стебли. Типичные склерофиты – ковыль (*Stipa*) и типчак. Листья у этих растений узкие

(щетинковидные) и часто свёрнуты в трубочку, стороной с устьицами внутрь. Синоним – *ксерофиты*.

**Сколекс.** От греч. skolex – *червь*. Округлая головка или передний конец ленточных червей (цестод), прикрепляющихся присосками (ботриями) или с помощью крючков к стенке кишечника организма-хозяина. Различные отряды цестод отличаются морфологическими особенностями сколексов (см. **Ботрии, Финна**).

**Сколециды.** От лат. scoleces (scolices) – *черви* < греч. skolex – *червь* и eidos – *сходство, вид* (внешний). Низшие черви. Примитивные двусторонне-симметричные беспозвоночные животные. По некоторым представлениям рассматриваются как отдельный тип, включающий в себя подтипы плоских червей, первичнополостных червей и немертин. Есть и другие представления, согласно которым эти группы выделяются в самостоятельные типы.

**Сколопидий.** Воспринимающий аппарат тимпанальных и хордотональных органов у насекомых. Различают сколопидий, связанный с кожным покровом и сколопидий, свободно оканчивающийся в полости тела (см. **Сколопофор**).

**Сколопофор (scolopophore).** От греч. skoloros – *гребешок* (зубцы) и phoros – *несущий* (phoresis – *переносу*). Скопление чувствительных клеток в тимпанальных органах слуха, расположенных на ногах у некоторых насекомых, в частности, у кузнечиков. Прилежат к барабанной перепонке и к проходящей через конечность трахее, играющей роль резонатора. Синонимы – *сколофор, сколпофор, сколопидий* (см. **Сколопидий**)

**Скопа.** От лат. scora – *прут, лоза, розга, метла, щётка*. Термин, применяемый в зоологии беспозвоночных для описания морфологических особенностей строения организма. Например, скопа у пчёл.

**Скопиформный.** От лат. scora – *щётка* и forma – *вид*. Щёткообразный, имеющий пучок волос в виде щётки.

**Скополамин.** От лат. scopolia\* – *растение семейства паслёновых*. Алкалоид с холинолитическим механизмом действия (препятствует связыванию ацетилхолина с мускариновыми рецепторами и вызывает поражение центральной нервной системы), содержащийся в плодах дурмана безвредного, беладонны (красавки), белены и скополии, например, японской беладонны (*Scopolia japonica*). Эти растения семейства паслёновых (*Solanaceae*) содержат также и другие алкалоиды, такие как *атропин, гносциамин* и *тосцин\*\**. На основе скополамина изготавливали так называемую “таблетку правды”, “развязывающую” язык допрашиваемого человека\*\*\* (см. **Атропин, Рицин**). Скополамин входит в состав пластыря, предотвращающего укачивание. Синоним – *гиосцин* (см. **Гиосцин**).

\*Название дано от имени итальянского учёного Скополи (Scopoli).

\*\*Сильный алкалоид (форма скополамина), содержащийся в мандрагоре (*Atropa mandragora*), также относящейся к семейству

паслёновых. Мандрагора – род многолетних бесстебельных трав с толстым корнем и подземным ветвящимся стеблем-каудексом (“крахмаловместищем”), носящим особое название *альраун* (с древности корень мандрагоры известен как “магический корень”). При всасывании в кровь *тосцин* вызывает сильное возбуждение, в том числе и сексуальное.

\*\*\*В истории спецслужб известны “таблетки правды” КС и колаКС, приготовленные сотрудником НКВД Григорием Марановским.

**Скополетин.** От лат. *scopolia* – *растение семейства паслёновых*. Алкалоид, содержащийся в плодах дурмана безвредного, беладонны (красавки), белены и скополии, например, японской беладонны (*Scopolia\* japonica*).

**Скотомы.** От греч. *skotoma* – *темнота, мрак*. Изолированная область в пределах поля зрения, в которой зрение ослаблено или полностью отсутствует. Возникает из-за повреждения (утраты) сетчатки, или повреждения нейронной сети в зрительном анализаторе (скотома центрального генеза).

**Скотопические глаза.** От греч. *skotoma* – *темнота, мрак* и *scoreo* – *смотрю*. У насекомых, ведущих сумеречный или ночной образ жизни, зрение обеспечивается глазами, имеющими ряд специальных приспособлений. Для них характерны большие рабдомеры и особые *скотопические омматидии*, в которых микроструктура и распределение светоизолирующих пигментов обеспечивают попадание светового излучения с одного омматидия на рецепторные клетки соседних омматидиев, что и приводит к увеличению чувствительности глаз при низкой освещённости. Этот феномен получил название *темновой адаптации* глаз (см. **Омматидий**).

**Скотопланктон.** От греч. *skotos* – *темнота, мрак* и *plankton* – *блуждающий*. Планктон, в котором преобладают динофлагелляты (см. **Планктон**).

**Скрамблазы.** От англ. *scramble* – *карабканье* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Белки-переносчики, осуществляющие без затраты энергии перенос по градиенту концентрации любых мембранных фосфолипидов через липидный бислой. Скрамблазы активируются возрастанием концентрации ионов кальция ( $Ca^{2+}$ ).

**Скрепи (Scrapie).** От англ. *scrape* – *скобление, царапина*. Болезнь, изначально выявленная только у овец соффолкской породы в Англии, а затем распространившаяся и по другим странам. Первое из обнаруженных *прионных* заболеваний у животных. Позже аналогичные заболевания были выявлены у норок, выращиваемых на зверофермах, у диких лосей и чернохвостых оленей в Северной Америке, а в конце 80-х годов в Англии разразилась эпидемия у коров – губчатая энцефалопатия, или “бешенство коров”. Сейчас уже ясно, что причиной эпидемии послужило распространение патогенных прионов через костно-мясную муку, добавляемую в корм животным. Это заболевание животных – своеобразный аналог ужасного и загадочного органического поражения

мозга у людей, обнаруженного впервые у папуасов из племени Форе в Папуа Новая Гвинея, и получившего “аборигенное” название “болезни куру” (см. **Болезнь куру**, **Прионы**). Синоним – “вертячка” (в России *скрети* называли “почесухой”).

**Скрининг.** От англ. screening – *отсев, отбор* < to screen – *просеивать, сортировать*. Массовая проверка, обследование.

**Скротум.** От англ. scrotum – *мошонка*. Особый кожно-мышечный мешочек, в котором находятся семенники (яички) и их придатки. Мошонка образуется из урогенитального синуса только у самцов млекопитающих\* путём вытягивания всех слоёв брюшной стенки во время выхода семенников из брюшной полости через паховой канал\*\*. Состоит из кожи, мясистой оболочки (сети мышечных волокон), серозной оболочки, покрывающей яички, и фасций мышц, поднимающих яички. Синоним (лат.) – *coleus*.

\*Из урогенитального синуса образуются также предстательная железа и половой член, а у женского плода из него формируются нижняя треть влагалища и наружные половые органы. У однопроходных, насекомоядных, отдельных неполнозубых, слонов и китообразных семенники остаются в брюшной полости и у взрослых особей. У человека иногда наблюдается *крипторхизм* (см. **Крипторхизм**).

\*\*Эта анатомическая особенность обуславливает возникновение паховой грыжи (в просторечии, *килы*).

**Скруин.** От лат. scrutor – *производящий обыск, проникающий* и греч. proteín – *белок*. Сшивающий белок (М.м. 102 kDa), участвующий в организации актиновых микрофиламентов, входящих в состав акросомального выроста (см. **Акросома**).

**Скульптина.** От англ. sculptine < sculptilis – *резной и экзина*. Скульптурная часть пыльцевой экзины. Синоним – *сэкзина* (от англ. sexine).

**Скута.** От лат. scuta (scutum) < scutra – *плоская чашка, блюдо* (в зоологии – *чешуя, чешуйка, щиток*). 1. Пластинка у иксодовых (“твёрдых”) клещей, покрывающая спинку мужских особей, а также формирующая передний щит позади головки у женских особей и незрелых форм. 2. Щиток (щит). 3. Жучка (жучки)\* у осетровых рыб (“костяная” чешуя, расположенная рядами вдоль по телу рыбы).

\*Множественный, женский род.

**Скутальный.** От лат. scuta (scutum) – *чешуя, чешуйка, щиток* (scutale – *ремень пращи*). Щитковый, щитовой, чешуйчатый.

**Скутеллум.** От лат. scutella – *чашка, блюдце*. 1. Щиток. 2. Хитиновый покров у насекомых, покрытый щетинками, например, у дрозофилы.

**Скутулум.** От лат. scutulum (scutula) – *небольшой щит, щиток*. В анатомии – *лопатка*.

**Скутулы.** От лат. scutula – *корочка, щиток* < scutum (scuta) – *щит*. Блюдцеобразные, желтоватые, корочковидные образования на коже,

состоящие из грибковых гифов и спор, образующиеся при дерматомикозе (парше) (см. **Флавуc**).

**Скэффолд\***. От англ. scaffold – *строительные леса, подмости*. 1. Белковый матрикс ядра (его осевые структуры), из которого удалены полностью ДНК и гистоны (т. е. удалён “*нуклеогистон*”). Со скэффолдом хроматина ДНК связывается районами, получившими название MAR (*matrix attachment regions*) или SAR (*scaffold attachment regions*). Обычно участки MAR ассоциированы с такими регуляторными последовательностями в ДНК как *энхансеры* и *сайленсеры*. Также, *скэффолд* – это остаточная структура метафазной хромосомы, из которой удалена ДНК и гистоны (синоним – *каркас хромосомы*). Каркас хромосомы представляет собой белковую структуру, имеющую очертания пары сестринских хроматид. В обоих случаях скэффолд представлен негистоновыми белками, отвечающими за поддержание петлевой структуры ДНК. Поскольку термины SAR и MAR возникли независимо друг от друга, но обозначают одни и те же участки контактов хроматина с ядерным матриксом в интерфазном ядре или скэффолдом митотических хромосом, в настоящее время используется термин S/MAR. Размер S/MAR’ов в длину обычно составляет несколько сотен нуклеотидных пар, обогащённых АТ-парами, а общее число на ядро составляет несколько тысяч. Синоним – *ядерный матрикс* (см. **Матрикс ядерный, Каркас хромосомы**). 2. В регенерационной медицине скэффолдом называют трёхмерную подложку для культивирования клеток (включая стволовые) с целью формирования каркаса (матрикса) будущего органа или его части (т. е. биоинженерного импланта). В этом случае скэффолд изготавливают из биodeградируемого материала (см. **Биodeградируемые материалы, Префабрикация**).

\*В отечественной литературе это слово пишут и как *скаффолд*.

**Скэффолд технологии**. От англ. scaffold – *поддерживать, подпирать*. Культивирование клеток на трёхмерных матрицах-носителях (подложках), приготовленных из искусственных или естественных биосовместимых материалов с целью пространственного моделирования клеточных трансплантатов.

**Сладж-эффект**. От англ. sludge – *густая грязь, тина, ил*. Буквально “заболачивание”. При массивной кровопотере гибель организма наступает из-за остановки в тканевых капиллярах эритроцитов (“стоящие эритроциты”, “болото”), обусловленной защитной реакцией организма от кровопотери. При кровопотере, прежде всего, эритроцитарное “болото” возникает в лёгких. Это явление и называется *сладж-эффектом*. Оно обеспечивается спазмом периферических сосудов и падением артериального давления (поэтому кровь на периферии перестаёт течь), активацией процесса свёртывания и его распространения, за счёт чего быстро потребляются факторы свёртывания. Если в этот момент перелить кровь (хуже свежую), которая содержит много микросгустков и активированных тромбоцитов, то процесс свёртывания усилится.

При этом остатки факторов свёртывания исчезнут в микротромбах, а выпавший в них тромбин начнёт распадаться. Через этот механизм тромбы сами себя останавливают.

**“Слизистые шары”.** Название скоплений пещерных метанобразующих бактерий. Эта форма жизни, позволяет предположить существование подобных микроорганизмов, например, на спутнике Юпитера – Европе (см. **Цианобактерии**).

**Смегма.** От греч. *smegma* – *препуциальная смазка* (англ. *unguent*), а также очищающее средство (притирание или благовоние). Выделения (секрет) препуциальных сальных желёз крайней плоти, скапливающиеся под кожей крайней плоти полового члена (или клитора у женщин), состоящие из кожного сала и слущенных эпителиальных клеток. Существуют данные, показывающие, что в результате бактериального разложения смегмы образуются канцерогены, которые могут быть причиной рака половой сферы у женщин. Поэтому *циркумцизия* (обрезание крайней плоти, принятое у некоторых народов) в условиях недостаточности гигиены играла определённую позитивную роль в сохранении женского здоровья\*.

\*Эпидемиологические данные распространения *карциномы шейки матки* в странах, где традиционно проводится *циркумцизия*, говорят в пользу этих представлений.

**Смолт.** От англ. *smalt, smolt* (нем. *smalte*) – *смальта* (цветное непрозрачное стекло в виде пластинок, применяемое для изготовления мозаики\*). Название молоди лосося на стадии развития, когда она начинает скатываться вниз по реке, к морю. Синоним – “серебрянка”.

\*Название возникло из-за того, что в воде, движущийся массив молоди, переливается разноцветными блёстками, как мозаика.

**Снипы.** Акроним англ. понятия *single nucleotide polymorphism* (SNP) – полиморфизм единичных нуклеотидов или, иначе, полиморфизм однонуклеотидных замен (ОНП – *однонуклеотидный полиморфизм*). Снипы – широко распространённые в человеческих популяциях варианты однонуклеотидных замен, использующиеся как генетические маркёры. Другими словами, снипы – это позиции единичных нуклеотидов, которые у одних индивидуумов заняты одним основанием, а у других – альтернативным. Занимают в среднем около 1% генома. и составляют 95% полиморфных последовательностей. Большинство ОНП располагаются вне генов и, кажется, никак себя не проявляют фенотипически. Напротив, снипы, расположенные внутри или вблизи генов, могут иметь фенотипическое проявление, например, влиять на цвет волос. В целом же их влияние более изошрённое, чем влияние мутаций в генах. От их аддитивного эффекта в значительной степени зависит предрасположенность людей к различным заболеваниям, а также различная реактивность организма на воздействие лекарственных средств (индивидуальная чувствительность к фармакологическим агентам).

Считается, что разница между двумя любыми индивидуумами в среднем обусловлена 3 млн. одиночных замен.

Точность определения снипов в геноме человека зависит от количества повторных “читок” каждой хромосомы. Выявление и анализ снипов – это создание материальной основы персонафицированной медицины будущего и нового медицинского направления – *фармакогенетики*, которая позволит подбирать пациентам лекарства на основе их генотипов. Картированы более 15 миллионов одиночных замен в геноме человека. Уже известно, что каждый человек имеет в среднем до 250–300 вариаций, приводящих к инактивации генов, и 50–100 мутаций, ассоциированных с наследственными заболеваниями.

Анализ однонуклеотидных полиморфизмов, выявленных у представителей различных южноафриканских популяций (племена охотников-собираателей сандаве, хомани, бушмены Намибии из пустыни Калахари и камерунские пигмеи биака) показал, что для них характерна самая высокая степень разнообразия геномов\* и, следовательно, они принадлежат к самым древним из ныне существующих человеческих популяций. Отсюда был сделан важный вывод, что колыбелью человечества является не северо-восточная Африка, как обычно считали, а юг африканского континента. Наконец, учёные пришли к выводу, что адаптации к локальным условиям среды обусловлены изменением частоты уже существующих мутаций, а не возникновением новых.

\*Наибольшее число SNP, вставок и делеций, а также больших структурных вариаций.

Следует отметить, что анализ снипов в гомологичных участках геномов различных организмов позволяет отслеживать их эволюционные взаимосвязи и строить “филогенетическое дерево”.

**Снотиты.** От англ. snot – *сопли*. Бактериальные колонии, обитающие в пещерах и напоминающие внешне слизь. Способны усваивать сероводород с выделением серной кислоты в высокой концентрации (выше, чем в автомобильных аккумуляторах).

**Снурпсы.** От англ. аббревиатуры snurps (snRNP) (small nuclear ribonucleic particles – *малые ядерные нуклеопротеидные частицы*). Небольшие стабильные РНК-регуляторы, образующие с белками комплексы, обозначаемые буквой U с цифрами, например, U1, U3, U6. Эти комплексы входят в состав сплайсосом.

**Созревание аффинности.** Процесс, происходящий в *центрах размножения*, в результате которого мутантные антитела, образованные В-лимфоцитами памяти, имеют более высокую аффинность (сродство) к антигенам, чем антитела, возникающие на ранних стадиях иммунного ответа (см. **Соматическое гипермутирование, Центры размножения**).

**Сократительные вакуоли.** Специализированные органеллы, свойственные только свободноживущим пресноводным простейшим. Поскольку содержание солей в клетке значительно выше, чем в пресной воде, эти вакуоли (обычно одна или две) служат в ней регуляторами водно-

солевого баланса. Они располагаются между экто- и эндоплазмой и время от времени пульсируют (систолы сократительных вакуолей), выбрасывая из клетки, поступившую по законам осмоса излишнюю воду. Самые простые сократительные вакуоли содержат клетки саркодовых простейших, а наиболее сложными вакуолями обладают инфузории.

**Соланины.** От родового названия картофеля *Solanum*. Гликозиды\*, содержащиеся в ботве, ростках и позеленевших клубнях (наружных слоях) картофеля, хранящегося на свету, а также в плодах паслёна и баклажана. Играют роль антифидантов и природных пестицидов\*\* (см. **Антифиданты**). Агликон в соланинах из картофеля называется *соланидином* и является производным фенантрена, с которым могут быть связаны остатки различных сахаров. Так, например, в  $\alpha$ -соланине с соланидином связаны галактоза, глюкоза и рамноза. При жарке и варке соланины разрушаются, но в сыром картофеле они токсичны и вызывают расстройство пищеварительного тракта и ЦНС.

\*Эту группу гликозидов, присутствующих в растениях семейства паслёновых, называют также *гликоалкалоидами*. К гликоалкалоидам картофеля относятся и близкие к соланинам соединения, которые называются *чаконинами* ( $\alpha$ -чаконин,  $\beta$ -чаконин и  $\gamma$ -чаконин).

\*\*В ботве дикого картофеля *Solanum demissum* содержится близкий по строению к соланину гликоалкалоид *демиссин*, который токсичен для личинок колорадского жука, поедающего культурные сорта картофеля.

**Солевой сенсор.** От лат. *sensus* – *чувство, ощущение*. Название, данное ферменту *сывороточной киназе*, регулируемой глюкокортикоидами, и участвующей в абсорбции хлористого натрия (NaCl) в кишечнике и почках у позвоночных животных и человека. Этот фермент кодируется геном *SGK1*, активность которого была выявлена в особых клетках – Т-хелперах-17 (клон Th-17), связанных с защитным воспалением. Недавно было показано, что подавление *солевого сенсора* предотвращает избыточное образование этих *провоспалительных* патогенных клеток при аутоиммунных заболеваниях\* (см. **Хелперы**).

\*Существует гипотеза о связи богатой солью диеты с развитием аутоиммунных заболеваний.

**Соленоиды.** От греч. *solen* – *трубка* и *eidos* – *сходство, вид*. Суперспиральная структура ДНК, диаметром 30 нм, формирование которой обеспечивает гистон H1. Иначе, второй уровень укладки ДНК в хроматине. Различают: 1. *регулярные соленоиды*, возникающие из препаратов деконденсированного до уровня нуклеосом хроматина, в которых на виток спирали соленоида приходится 6 нуклеосом, и 2. *нерегулярные соленоиды*, формирующие нуклеомеры (см. **Нуклеомеры**, **Супербиды**). При формировании метафазных хромосом соленоиды образуют петли (новый уровень суперспирализации) диаметром 200 нм, содержащие ДНК длиной 80000 пар оснований. Эти петли связаны с ядерным остовом (белками ядерного матрикса)

и 20 петель формируют минидиски. Большое число минидисков, укладываясь в “стопки”, образуют митотическую хромосому.

**Соленоциты.** От греч. solen – *трубка* и kytos – *клетка*. Специализированные клетки, несущие жгутик, – составной компонент примитивных органов выделения – протонефридий у просто организованных полихет.

**Солитарный овогенез (оогенез).** От фр. solitaire – *одинокий*. Овогенез, при котором желточные белки (вителлогенины) синтезируются на мембранах гранулярного эндоплазматического ретикулума ооцита (в ЭПР), т. е. эндогенно, а желточные гранулы формируются в пузырьках аппарата Гольджи, где к белкам добавляются углеводные компоненты (см. **Вителлогенез, Вителлогенины**).

**“Солнечное сплетение” (лат. plexus solaris).** От греч. plecto – *плету, сплетаю*. Самое крупное сплетение симпатического отдела нервной системы у позвоночных, представляющее собой совокупность нервных узлов и ветвей, расположенных в брюшной полости у начала чревной и верхней краниальной брыжеечной артерий. В узлах “солнечного сплетения” начинаются постганглионарные симпатические волокна, образующие нервные стволы, расходящиеся радиально в виде лучей, что и дало образное название “солнечное сплетение”. Синоним – *чревное сплетение*.

**Солюбилизация.** От поздлат. solubilis – *растворимый*. В общем смысле – коллоидное растворение. Процесс взаимодействия мицелл липидов с поверхностно-активными веществами (органическими растворителями, хаотропными веществами и детергентами) при очистке, например, интегральных белков. С солюбилизацией также связан процесс пищеварения липидов в тонком отделе кишечника, который осуществляют желчные кислоты (холевая, ксенодезоксихолевая) и их соли (гликохолевая и таурохолевая), обладающие свойствами детергентов (см. **Таурин, Хаотропные вещества**).

**Соляция.** От лат. solacium – *облегчение*. Процесс превращения актинового геля (актин, связанный с филамином образует гелеподобный, вязкий раствор) в более жидкий раствор. Другими словами, превращение геля в золь. Соляцию ускоряет белок гельзолин (в присутствии  $Ca^{2+}$  разрушает сшивки между актиновыми филаментами клеточной коры).

**Соматическая рекомбинация.** От греч.\* soma – *тело*, лат. re – *снова* и combinatio – *соединение*. В общем смысле – реорганизация (перетасовка) генома в соматических клетках (см. **Соматические клетки**). Давно известно, что В-лимфоциты, способные производить тысячи триллионов различных по форме антител, реагирующих на бессчётное число антигенов и их эпитопов, рекомбинируют и редактируют гены, кодирующие антитела, создавая новые варианты иммуноглобулинов\*\* (см. также **Соматическое гипермутирование**). Недавно (Nature, November, 2018 г.) Джерольд Чунь (Jerold Chun) с соавторами\*\*\* обнаружили также *реорганизацию генома, расширяющую белковый*

*репертуар клеток, в нейронах головного мозга человека.* В результате соматических перестроек геномные последовательности некоторых генов в отдельных нейронах значительно отличаются друг от друга. Авторы открытия искали в образцах ткани головного мозга здоровых пожилых людей и пациентов с ненаследственной формой болезни Альцгеймера разные варианты гена, кодирующего белок-предшественник бета-амилоида (APP), который образует амилоидные бляшки в ткани головного мозга при болезни Альцгеймера, и обнаружили тысячи вариантов гена APP в нейронах здорового головного мозга! При этом оказалось, что при болезни Альцгеймера вариативность генов APP возрастает в разы. Предполагают, что вариативность генов APP способствует улучшению когнитивных функций и памяти, но одновременно увеличивает и вероятность появления патогенных форм генов APP, отвечающих за формирование вредоносных бляшек (см. **Болезнь Альцгеймера**).

\*Точнее, византийского греческого языка.

\*\*\*"Вырезают" и заного "сшивают" куски иммуноглобулиновых генов.

\*\*\*Из Sanford Burnham Prebys Medical Discovery Institute (Сан-Диего, США).

**Соматические клетки** (англ. **body cells**). От греч. soma – *тело*. Все клетки тела, кроме половых (генеративных). Предполагается, что все соматические клетки содержат полный диплоидный набор генов (полный геном), присущий зиготе. Косвенным доказательством тому являются успешные опыты по клонированию животных. Однако нет ни одного прямого и полностью убедительного доказательства этому утверждению. К тому же существуют и исключения из этого правила, говорящие о том, что при делении-дроблении на ранних стадиях развития не все клетки зародыша получают идентичные наборы хромосом. Известно, что у аскариды и мотыля (*Chironomidae*) некоторые хромосомы присутствуют только в первичных половых клетках. А у двукрылых (*Diptera*), клетки некоторых тканей (слюнных желёз) содержат гигантские политенные хромосомы, в которых гены реплицированы многократно. В этих случаях все клетки тела явно не содержат идентичные наборы хромосом и генов. Синоним – *клетки тела*.

**Соматический клеточный цикл.** Характеризуется наличием хорошо выраженных G<sub>1</sub>- и G<sub>2</sub>-периодов и более продолжительным, чем в эмбриональном цикле, S-периодом, а также зависимостью пролиферации клеток от экзогенных факторов роста.

**Соматическое гипермутирование\***. Явление, связанное с особым классом точковых мутаций, частота которых в миллионы раз выше частоты обычных мутаций и обнаруживающихся в иммуноглобулинах *высокой аффинности*, Другими словами, *соматическое гипермутирование* – мутационный процесс, вызванный стимуляцией В-лимфоцитов антигенами и происходящий в *центрах размножения* (по край мере у человека и мышей). Затрагивает исключительно вариабельную область

VDJ иммуноглобулиновых генов\*\*. Такие антитела, способные более эффективно связывать антигены, продуцируют также долгоживущие В-лимфоциты памяти (см. **Созревание аффинности, Соматическая конфигурация, Центры размножения**).

\*Частота соматических мутаций в варибельной области иммуноглобулинов очень высока: ДНК последовательность в перестроенном гене V(D)J отличается от немутантной последовательности зародышевой линии в среднем на 5 % оснований. Следует также отметить, что эксперименты по соматическому гипермутированию проводились только на трансгенных мышах.

\*\*Мишенью для мутатора (мутаторсомы, или “мутаторной машины”) служат перестроенный V(D)J-ген и соседние с ним фланкирующие участки (примерно 2 т.н.п.) (см. **Мутаторсома**).

**Соматическая конфигурация.** Термин, обозначающий перестроенные в результате *соматического гипермутирования* варибельные области иммуноглобулиновых генов (сокращённые обозначения которых для Н-цепи – VDJ и для L-цепи – VJ), которые обнаруживаются только в зрелых В- и Т-лимфоцитах (см. **Созревание аффинности, Соматическое гипермутирование**).

**Соматогамия.** От греч. soma – *тело*, gamos – *брак* и -ia – *условия*. Процесс слияние вегетативных клеток у грибов\*, соматических клеток у животных и растений (у последних в случае изолированных клеток без оболочек – *протопластов*), а также у бактерий.

\*У грибов половой процесс, протекающий путём слияния вегетативных одноядерных клеток гаплоидного мицелия. У *гомоталличных* видов может протекать между клетками одного и того же мицелия, но у большинства *гетероталличных* видов протекает путём слияния участков “*разнополюх*” (с противоположными знаками) вегетативных гиф. Характерна, например, для базидиальных грибов. При соматогамии возникают двуядерные клетки (дикарионы, или дигетерокарионы) (см. **Гетерокариоз**).

**Соматомаммотропин.** От греч. soma – *тело*, лат. mammalis – *грудной* и греч. tropos – *направление, поворот*. Плацентарный лактоген человека (ПЛЧ), секретируется трофобластом. Вызывает периферическую инсулинорезистентность для улучшения снабжения плода глюкозой (см. **Плацентарный лактоген человека (ПЛГ), Цитотрофобласты**).

**Соматомедины (Sm).** От греч. soma – *тело* и лат. medius – *середина* < mediatum – *выступающий посредником* (media – *среда*). Первое\* (по времени) название семейства полипептидных *инсулиноподобных факторов роста* (IGF-I, или Sm-C) и (IGF-II\*\*, или SmA). Оба фактора имеют близкую по значению М.м. (~7 kDa), сходную первичную структуру и аминокислотный состав (70 и 67 аминокислотных остатков соответственно) и, как инсулин, образуются из более крупных предшественников путём частичного протеолиза. Соматомедины опосредуют действие соматотропного гормона (гормона роста)

на хондроциты и остециты. В механизмах регуляции клеточного цикла играют роль *факторов прогрессии* (например, для фибробластов, стимулированных PDGF A-A), или, напротив, *факторов компетенции* (например, для хондроцитов), в зависимости от типа эффекторных клеток.

\*Первоначально носили название *сульфатирующего фактора*, поскольку стимулируют включение сульфата в хрящевую ткань (синтез хондроитинсульфатов). Затем получили название “*неподавляемой инсулиноподобной активности*” и только позднее были названы *соматомединами*. Соматомедины впервые были описаны как некий фактор-медиатор, содержащийся в сыворотке крови и необходимый для проявления действия гормона роста (соматотропного гормона) в культуре хондроцитов.

По структуре факторы сходны с проинсулином и обладают инсулиноподобной активностью, откуда и возникло ещё одно название. Поскольку факторы стимулировали включение  $H^3$ -тимидина в хондроциты, их также называли “*тимидиновым фактором*”.

\*\*Активность IGF-II идентична той, которую по отношению к крысам также называют “активностью, стимулирующей мультипликацию” или “фактором АСМ”.

Обнаружено, что определённая версия гена, расположенного на хромосоме 6, и кодирующего рецептор IGF<sub>2</sub>R фактора роста IGF-II, чаще встречается у очень одарённых детей (вундеркиндов), поэтому этот ген был назван “*геном интеллекта*”. Скорее всего, ген влияет на рост и формирование головного мозга в эмбриогенезе.

**Соматостатин.** От греч. *soma* – *тело*, лат. *statio* – *стояние, положение* и греч. *protein* – *белок*. Пептидный гормон, состоящий из 14 аминокислотных остатков впервые обнаруженный в гипоталамусе\*. Угнетает синтез гормона роста (соматотропного гормона – СТГ) в гипофизе, чем и было обусловлено его название. Получил также название “*ингибирующий гормон гормона роста*” (ИГ-ГР). Позднее соматостатин обнаружили во многих тканях и, в частности, в дельта-клетках островковой ткани поджелудочной железы, где он паракринным путём подавляет работу  $\alpha$ - и  $\beta$ -клеток, синтезирующих глюкагон и инсулин и тем самым, предотвращает резкие колебания уровня сахара в крови. Кроме того, соматостатин угнетает перистальтику кишечника и желчного пузыря и снижает секрецию пищеварительных желёз, замедляя всасывание пищи (снижает продукцию пищеварительных соков, подавляя секрецию гастрина, секретина, мотилина, холецистокинина и желудочного ингибиторного полипептида). Соматостатин используется в клинике для укрепления стенок сосудов, повреждающихся при лучевой терапии. Показано, что вещество SOM230, сходное с соматостатином, подавляет выработку фермента, ответственного за повреждение слизистой кишечника после лучевой терапии (см. **Статины**).

\*Соматостатин впервые выделен английским исследователем R. Guillemin, который получил в 1978 г. Нобелевскую премию за открытие регуляторных пептидов мозга.

**Соматотипы.** От греч. *soma* – *тело* и *тип*. Типы телосложения, типы конституции (формы тела) человека, сочетающиеся обычно с особенностями характера и психики индивидуума. Наиболее известны две классификации – система немецкого антрополога Эрнста Кречмера и система английского учёного Уильяма Шелдона. По Кречмеру выделяются три типа телосложения: *пикнический* (пикник), *лептосомный* (астенический) и *атлетический*. Система Шелдона выделяет *эндоморфный*, *мезоморфный* и *экторморфный* физические типы. Название зависит от того, какой из зародышевых листков (слоёв) эмбриона предпочтительно развит у индивида. Обнаружена связь между соматотипами и склонностью их обладателей к некоторым заболеваниям.

**Соматотропный гормон (СТГ).** От греч. *soma* – *тело* и *tropos* – *поворот, направление*. Гормон роста\* – эффекторный системный гормон пептидной природы (гормон человека содержит 191 аминокислотный остаток), вырабатываемый ацидофильными клетками передней доли гипофиза (аденогипофиза) (см. также **Грелин**). В нормальных физиологических условиях в растущем организме секреция СТГ носит эпизодический характер, преимущественно во время глубокого сна. Избыток СТГ в организме до закрытия эпифизов\*\* (эпифизарных хрящей на концах костей) приводит к гигантизму\*\*\* (*макросомии*), а после закрытия эпифизов – к акромегалии (*анпозиционному* росту костей и *экзостозам*) (см. **Акромегалия**). В то же время в старости уровень СТГ в крови повышается, по-видимому, компенсаторно и адаптивно поддерживая снижающийся уровень биосинтеза белка, однако, с другой стороны, уже не адаптивно СТГ проявляет своё диабетогенное действие, понижая толерантность к глюкозе. Недостаток СТГ в детском возрасте приводит к нанизму (см. **Нанизм**). Механизм действия гормона реализуется при участии соматомединов (инсулиноподобных факторов роста, IGF). В клинической практике гормон применяют для лечения *гипофизарной карликовости* (нанизма), а также переломов костей и ожогов. В настоящее время в США одобрено применение лекарственного средства под названием “*нутропин-депо*”\*\*\*, представляющего собой биodeградируемые микросферы, содержащие гормон роста. Этот препарат обладает пролонгированным действием, инъекционное введение которого проводится всего один раз в месяц, а не ежедневно! Синоним – *соматотропин*.

\*Его также образно называют “строительным гормоном”.

\*\*Закрытие эпифизов вызывается повышением в растущем организме уровня половых гормонов.

\*\*\*Интересно отметить, что в Библии есть упоминания о людях очень высокого роста (например, гигантом был филистимлянин Голиаф, убитый в единоборстве пастухом Давидом).

\*\*\*От лат. *nutrio* – *питать, кормить*.

**Сомиты.** От греч. *soma* – *тело*. 1. Сегменты тела зародыша позвоночных животных. Представляют собой блоки зародышевых клеток, каждый из которых даёт начало одному позвонку. В процессе эмбрионального развития сомиты дифференцируются, превращаясь в шейный, грудной, поясничный, тазовый и хвостовой отделы позвоночника. Совокупность генов, отвечающих за развитие сомитов, называют “сомитогенетическими часами”. Чем быстрее идут эти часы, тем больше сомитов образуется из одного и того же количества зародышевых клеток. Примером могут служить змеи, у которых может быть более 500 позвонков\*, в то время как у ящериц (китайского сцинка) их только 65, а у человека 33–34. 2. Сегменты тела у кольчецов (аннелид). Количество сомитов у кольчецов может достигать нескольких сотен. С сегментацией тела связана *метамерия* внутренних органов у кольчецов. Синоним – *мезомеры*.

\*За увеличение числа позвонков у змей отвечает ген “экстремист” (от англ. *Lunatic Fringe* – *наиболее ревностные сторонники*, где *lunatic* – *сумасшедший*, а *fringe* используется в значении *выходящий за рамки общепринятого*).

**Сомнамбулия.** От лат. *somnus* – *сон* и *ambulare* – *подвижный*. Снохождение. Расстройство функций центральной нервной системы, наблюдающееся в любом возрасте, хотя наиболее распространено у детей и молодых людей, характеризующееся способностью выполнять во время сна сложные координированные, но бессознательные действия, например, хождение. Характерна для медленноволновой фазы сна.

**Сомнология.** От лат. *somnus* – *сон, дремота* и греч. *logos* – *слово* (наука). Наука о сне. Точнее, научное направление в физиологии и медицине, изучающее физиологию и патологию сна (механизмы сна и его нарушения). Основоположником считается американский учёный Натаниэль Клейтман (родился в России в 1895 г., умер в 1999 г.), открывший фазу быстрого сна. Следует отметить, что первую научную книгу, посвящённую сну, опубликовала в 1890 г. русская исследовательница Мария Моноссеина.

**Сомнабулизм (сомнамбулия).** От лат. *somnus* – *сон, дремота* и *ambulo* – *прохаживаться, прогуливаться*. Расстройство сна, включающее сложные двигательные акты. Хождение во сне. Синоним – *лунатизм*.

**Сомнилоквия.** От лат. *somnus* – *сон, дремота*, *loqui* – *говорить, разговаривать* и *-ia* – *условия*. Речевая активность во время сна (англ. *sleepwalking*).

**Сонная болезнь.** Паразитарное заболевание человека (африканский трипаносомоз) и подобное ему заболевание крупного рогатого скота, характерное для районов Африки, в которых распространены виды кровососущих мух цеце\* (*Glossina*) – переносчиков возбудителя болезни *Trypanosoma brucei*. Интересно отметить, что питание и размножение мухи

полностью зависит от её облигатного эндосимбионта – бактерии *Wiggleswoethia glossinidia*, синтезирующей для хозяйки витамины.

\*Название образовано от островов Сесе на озере Виктория в Восточной Африке (территория Кении, Танзании, Уганды). Геном мухи цеце *Glossina morsitans* прочитан большой международной группой учёных в течение 10 лет, о чём было сообщено в 2014 г. Выявлены более 12300 кодирующих белки последовательностей, а также последовательности ДНК, характерные для симбионтной бактерии *Wolbachia*, и последовательности ДНК, встроенные в геном мухи, но принадлежащие другим бактериям и некоторым вирусам. Отличительной особенностью мухи цеце является её способность к живорождению и выкармливанию потомства секретом слюнных желёз мух-матерей. Причём некоторые гены мухи, связанные с процессом выкармливания, сходны с генами плацентарных и сумчатых животных, участвующими в процессе лактации. ***Воистину, природа не придумывает ничего нового, а использует различные варианты уже апробированных инструментов и путей.***

**Соноцитология.** От лат. sonus – звук и цитология. Новая наука, изучающая звуки живых клеток. Считается, что она может привести к возникновению новых методов диагностики нарушений генетического аппарата клеток.

**Сопор.** От лат. sopor – сон, оцепенение. Глубокое расстройство сознания, при котором отсутствует реакция на внешние раздражения (возможны реакции на сильные раздражители), но сохраняется рефлекторная деятельность и возможность психических реакций.

**Сопряжённая элиминация.** От лат. eliminare – выходить, удаляться. Процесс исчезновения некоторых аллелей из генома в популяции в результате быстрого и жёсткого действия естественного отбора (см. **Коррелированный ответ**). Представляет собой яркое свидетельство действия направленного отбора.

**Сорали.** От греч. soros – куча и голланд. kraal – кольцеобразное поселение. Скопления *соредий*, выходящих через разрывы верхнего корового слоя таллома (см. **Соредии**).

**Сорбит.** От лат. sorbum – ягода рябины\* (sorbus – дерево рябина). Шестиатомный алифатический спирт – один из наиболее распространённых спиртов в растениях (встречается во всех фруктах и ягодах, особенно много в соке рябины). Широко используют как сахарозаменитель и для синтеза аскорбиновой кислоты (см. **Маннитол**).

\*Впервые был выделен из сока ягод рябины, откуда и получил своё название.

**Соредии.** От греч. soros – куча и eidos – сходство, вид. Специальные структуры вегетативного размножения высокоорганизованных лишайников (листоватых и кустистых), состоящие из одной или

нескольких клеток зелёной водоросли, оплетённых гифами гриба (см. **Изидии**).

**Сортинг белков.** От англ. sorting – *сортировка*. Предварительная сортировка различных белков, имеющих разнообразную (сложную) локализацию в клетках, для последующего их транспорта в отдельные компартменты клетки. Такие белки проходят многостадийное созревание и модификации (процессинг), и содержат различные специфические адресные сигналы (сигнальные последовательности). Например, GIP-якорь может служить апикальным сортинг-сигналом (см. **Заякоривание белков в мембранах**).

**Сорусы.** От греч. soros – *куча*. Группы спорангиев, защищенных зонтиковидным выростом листа (покрывальцем или *индузием*), располагающиеся на нижней стороне листьев (вай) у папоротникообразных. Сорусы сидят на толстом выросте – *плаценте*. Каждый сорус представляет собой гроздь спорангиев, в которых развиваются споры. Обычно сорусы перемежаются с парафизами, представляющими собой специализированные волоски необычной формы, защищающие сорусы от неблагоприятных условий внешней среды.

**SOS-блок.** От англ. аббревиатуры радиосигнала бедствия “SOS”\* – save our souls – *спасите наши души*. Операторная последовательность в ДНК, длиной около 20 п. н., узнаваемая белком-репрессором LexA (см. **SOS-ответ**).

\*Другой вариант аббревиатуры “SOS” – sound on sound – *звук на звук*.

**SOS-ответ.** Ответ бактериальной клетки на облучение УФ-светом, а также радиационные повреждения. При этом включается в общей сложности до 20-ти бактериальных генов, в том числе и кодирующих ферменты репарации, которые помогают клетке выжить. Эти гены в совокупности называют *SOS-системой\**, а их активацию *SOS-ответом*. Одним из ответов бактерии на УФ-облучение может быть индукция фага  $\lambda$ . Механизм ответа связан с белком Rec A, обладающим протеазной активностью, который расщепляет белок репрессор хозяйской клетки Lex A, а в случае индукции фага и  $\lambda$ -репрессор (см. **SOS-блок**).

\*SOS-систему может запустить и любой активный канцероген. Считается, что способность некоторых соединений индуцировать SOS-ответ коррелирует с его способностью индуцировать образование опухолей у животных. Поэтому бактерии используются в качестве детекторов при проверке веществ на канцерогенность.

**Сосудистый плексус.** От лат. plexus (греч. plexis) – *сплетение*. Сосудистое сплетение в стенке кишечника у дождевых червей (см. **Плексус**).

**Спазм.** От греч. spasmos – *судорога*. Непроизвольное мышечное сокращение, или иначе, судорожное сокращение мышц. Если спазм сопровождается болями, то его называют *кramпи*, а в случае чрезмерной **выраженности** – *конвульсией*.

**С-парадокс\***. Буква “С” взята от англ. content – *содержание*, а греч. paradoxos – *неожиданный*. Несоответствие сложности организма количеству ДНК в геноме, его сложностью и положением организма на эволюционной лестнице, что первоначально вызывало большое недоумение учёных. Другими словами, С-парадокс – это отсутствие взаимосвязи между размером генома организма и его кодирующим потенциалом. Как правило, “величина С” имеет тенденцию к увеличению с повышением сложности организмов, однако встречаются и яркие исключения. Например, у дрозофилы в ядре содержится 0,2 пг ДНК, у костистых рыб в среднем 1,5–1,9 пг, а у человека и мыши, соответственно по 6 и 5 пг. В то же время, у сверчка домашнего – 12 пг, у тритона обыкновенного – 73 пг, у хвостатой амфибии *Амфиумы* – 168 пг, у двоякодышащей рыбы *Protopterus aetiopicus* – 132 пг, у кукурузы – 15,4 пг и у лилии – 134,2 пг, а у амёбы (*Amoeba dubia*) – 700\*\* пг. К тому же, значительные колебания могут наблюдаться в пределах одного рода, например, среди отдельных видов *анемон* содержание ДНК варьирует в 5 раз. С-парадокс обусловлен наличием в геноме у некоторых организмов значительных количеств некодирующей ДНК (*сателлитной* ДНК), множественной копийностью определённых генов и псевдогенов, а также полиплоидией. Следует подчеркнуть один важный биологический факт, заключающийся в том, что *для всех эукариот характерен явный избыток некодирующей ДНК в ядрах*, которую совсем недавно называли мусорной и хламовой (junk), паразитической или эгоистичной (selfish) и даже “бессмысленной”, что оказалось совсем неправомочно (см. “**Эгоистичная**” ДНК). При этом со степенью сложности организмов – и это парадоксально! – гораздо отчётливее всё-таки коррелирует количество некодирующей ДНК в их геномах, чем количество генов\*\*\*. Синонимы – *парадокс ДНК, парадокс величины С*, англ. *C-value paradox, C-value enigma*.

\*Термин впервые использовал в 1971 г. американский учёный С. Thomas.

\*\*У этой амёбы самый большой из известных в настоящее время геномов, который содержит 670 гигабаз, что в 200 с лишним раз больше, чем в геноме у человека.

\*\*\*Так у человека области, кодирующие белки (экзоны), занимают в совокупности только 1,5 % генома, а остальная часть генома приходится на интроны, простые повторы, транспозоны и ретротранспозоны, SINE- и LINE-элементы, уникальные последовательности, кодирующие различные РНК, конститутивный гетерохроматин и сегментные дубликации.

**Спаривание (парность).** Ключевые слова, с помощью которых можно описывать явление под названием Жизнь. Двойственность и парность – основные философские категории. В живом мы наблюдаем: 1. Комплементарное спаривание пуриновых и пиримидиновых оснований при синтезе ДНК и РНК, при образовании шпилечных и петлевых

структур, при формировании трёхмерных структур (транспортная РНК, рибосома, сплайсосома, рибозимы). Хорошо известно, что молекула ДНК существует и функционирует как парноцепочечная структура.

2. Спаривание гомологичных (материнских и отцовских) хромосом на ранних стадиях мейоза (зиготена, пахитена, диплотена), обеспечивающее обмен участками хромосом (перекрёст, хиазма, кроссинговер).

3. Спаривание особей противоположного пола, поставляющих гаплоидные половые клетки (гаметы) – яйцеклетки и спермии (сперматозоиды)\*. Это один из удивительных и сложнейших физиологических и поведенческих процессов, иногда очень вычурный и даже экзотический (вспомните, спаривание у некоторых видов пауков и богомолов, спаривание “шалашников”, спаривание кальмаров, с его трагическим завершением).

4. Слияние (спаривание) гаплоидных гамет, при котором сперматозоид проникает в яйцеклетку, а затем сливаются два пронуклеуса, образуя диплоидное ядро зиготы. Можно также вспомнить парность мозга, соединенного комиссурой (мозолистым телом), парность некоторых внутренних органов и анатомических структур, парность центриолей (центросом) в митозе, а также митотическое спаривание гомологов при делении соматических клеток и рекомбинационной репарации.

\*Синоним – *копуляция* (см. **Копуляция**).

**Спасение.** Согласно модели “динамической нестабильности” процесс полимеризации микротрубочек постоянно находится либо в фазе роста, либо в фазе распада (укорочения), а между этими фазами существуют резкие переходы. Переход в фазу роста микротрубочки и называется *спасением* (см. **Катастрофа**).

**Спастический.** От греч. *spasmodes* – *конвульсивный*. Характеризующийся спазмом, состоянием увеличенного мышечного тонуса. Например, спастический приступ, спастическая параплегия.

**Спайки.** От англ. *spike* – *острый выступ, шип*. Потенциалы действия нервных клеток. Аксональные спайки возникают при прохождении быстрой волны деполяризации трансмембранного потенциала в области аксонного бугорка. Далее волна электрохимической активности идёт от тела нейрона и достигает синапса, опосредуя высвобождение молекул нейромедиатора в синаптическую щель. Обычно нейроны дают спайки с определённой постоянной частотой, даже если они не стимулированы. При стимуляции нейрона возбуждающим (например, глутаматом) или тормозящим (ГАМК) нейромедиатором частота образования спайков может резко изменяться.

**Спейсеры.** От англ. *space* – *пространство, интервал*. Неинформативные участки ДНК, различной длины\*, занятые сателлитной ДНК, играющие роль межевых разделителей (границ, англ. *boundaries*) между различными функциональными единицами хромосомной ДНК, например, между генами или между репликационными единицами. Эти геномные барьеры имеют важное значение для регуляции транскрипции соседних генов.

Думается, что их наличие обусловлено *разбросанностью* и *перемешанностью* генов в геномах позвоночных животных (и в частности, у человека\*\*), когда ген, характерный для нейрона, располагается рядом с геном, необходимым для функционирования мочевого пузыря, но при этом в разных по специализации клетках должны быть разные паттерны экспрессии этих генов, т. е. разные картины их “включения” и “выключения”. К тому же эти паттерны изменяются в клетках на протяжении всего онтогенеза, хотя, в тех же нейронах никогда не включаются гены, кодирующие, например, коллагены. Чаще отключение генов обусловлено их репрессивными эпигенетическими модификациями (см. **Эпигенетический сайленсинг, Инсуляторы**).

\*Иногда более 20 тысяч пар оснований.

\*\*В геноме человека совсем немного генов, собранных в кластеры (см. **Кластеры генов**).

**Спейсеры нетранскрибируемые (nts)**. Области (участки) в геномном кластере, расположенные между транскрибируемыми единицами. Встречаются между генами, кодирующими гистоны и рибосомные РНК.

**Спейсеры транскрибируемые (ts)**. Спейсерные участки ДНК, копирующиеся при транскрипции вместе с геном и попадающие в пре-мРНК. Удаляются в процессе созревания мРНК.

**Спеклы**. От англ. speckle – *пятнышко, крапинка*. Особый тип межхромосомных гранул. Субъядерные структуры (похожие на точки тельца), в которых сосредоточены и пространственно организованы компоненты сплайсосом (факторы сплайсинга РНК). Представляют собой хранилища факторов сплайсинга, и участвуют в сборке сплайсосом, но не осуществляют сам процесс сплайсинга. Обычно факторы сплайсинга пространственно концентрируются в ядре в 20–50 спеклах. Однако факторы сплайсинга могут располагаться и диффузно в виде особых межхромосомных (интерхроматиновых) гранул, которые также относятся к субкомпартаментам ядра, и именно в них протекает процесс сплайсинга первичных транскриптов, и превращение их в зрелые иРНК.

**Спектрины**. От лат. spectrum – *видимое* и греч. protein – *белок*. Примембранные актин-связывающие тетрамерные белки, обладающие доменами кальпонинового типа и формирующие кортикальные сети цитоплазмы. Поддерживают изнутри плазматическую мембрану. В результате создаётся жёсткая подмембранная сеть, делающая плазматическую мембрану более устойчивой. В эритроцитах спектрины связаны с плазматической мембраной через белки *анкирины* (анкириновые мостики). Другое название для незритроцитарных аналогов спектрина – *фодрин* (см. **Фодрин**).

**Сперма**. От греч. sperma (spermatos, sperme) – *семя* (англ. semen). Семенная жидкость мужских половых желёз (предстательной железы (простаты) и семенных придатков, или, иначе, семенных пузырьков), содержащая сперматозоиды\*. Жидкая часть спермы активирует сперматозоиды, делая их подвижными и жизнеспособными, и содержит

большое количество белков, назначение которых не вполне ясно. Эксперименты, проведённые на плодовых мушках\*\*, показали, что эти белки попадают в гемолимфу самки и действуют на её нервные центры, изменяя поведение самки (угнетают половую активность и стимулируют овуляцию, подобно женским половым гормонам). В настоящее время это свойство белков спермы объясняют в рамках теории “сексуального антагонизма генов”.

Интересно отметить, что с биологической точки зрения соревнование самцов часто идёт через сперму (конкуренция спермы, или “сперматические войны”\*\*\*. Дикая природа не приветлива к самцам, поэтому, чтобы гарантировано оставить потомство, самцы иногда используют так называемая стратегию “затопления спермой”. Например, у китов образуется несколько литров спермы, но самое большое количество спермы, приходящееся на массу тела самца, образуется у опоссумов. У некоторых видов насекомых (в частности, у стрекоз) у самцов есть специальные сложные орудия уборки чужой спермы. Пока самец не очистит самку от чужой спермы, свою не вводит.

\*В норме в эякуляте у мужчины, объёмом 3–5 мл, содержится в среднем около 350 млн. сперматозоидов. Если общее их количество составляет менее 100–150 млн., то оплодотворяющая способность спермы резко падает (не хватает кооперативно выделяемых акросомой ферментов проникновения, в частности, гиалуронидазы). У человека полный цикл образования спермы занимает не менее 76 суток.

\*\*W. R. Rice, 1992.

\*\*\*Среди приматов конкуренция спермы – это явление, характерное для шимпанзе, самки которых не страдают целомудрием и практикуют *промискуитет* (беспорядочные половые связи, при которых каждая самка спаривается со многими самцами, при этом, обычно предпочитая высокоранговых самцов). Возможно, промискуитет служит своеобразной защитой от инфантицида, когда самцы не знают (как и сами самки), чьё потомство, поэтому лучше детёнышей не убивать, а то прикончишь своего отпрыска (см. **Инфантицид**). В результате постоянных “войн” спермы у самцов шимпанзе в процессе эволюции развились очень крупные, относительно массы тела, семенники. Напротив, у самцов горилл, владеющих гаремом, этот показатель очень скромный. Человек по размеру семенников занимает промежуточное положение между гориллой и шимпанзе.

**Сперматека.** От греч. *sperma* – *семя* и *thēkē* (лат. *thesa*) – *склад, хранилище, вместительница, кладовая*. Семяприёмник у некоторых ракообразных и насекомых, служащий для длительного хранения спермы, полученной от самцов в результате спаривания. Так у маток пчёл сперма в сперматеке остаётся жизнеспособной весь активный репродуктивный период жизни матки. Пчелиные матки спариваются только один раз (обычно с пятью, шестью трутнями за один брачный облёт) и всю жизнь – около пяти-шести лет откладывают оплодотворённые

яйца (по другим источникам для заполнения сперматеки матка совершает несколько последовательных брачных вылетов с трутнями). Трутни внешне отличаются большими фасеточными глазами, необходимыми для того, чтобы не потерять из виду матку. Успешный вылет для трутня заканчивается трагически, так как совершивший копуляцию трутень вскоре погибает.

У других животных, например, у черепах\* и летучих мышей сперма, находясь в половых путях самки, также может оставаться жизнеспособной в течение нескольких лет.

\*Связано это с трудностями поиска партнёра и процесса спаривания. У наземных черепах самцы обычно готовы к спариванию почти круглый год, а самки нет.

**Сперматиды.** От греч. *sperma* – *семя* и *eidos* – *сходство, вид*. Незрелые мужские половые клетки, образующиеся из сперматоцитов второго порядка после второго мейотического деления. Другими словами, половые клетки, образующиеся в процессе *сперматогенеза* в результате *деления созревания* и дающие после периода морфогенеза (спермиогенеза) зрелые сперматозоиды (или спермии) (см. **Деления созревания**).

**Сперматогенез.** От греч. *sperma* – *семя* и *genesis* – *происхождение, рождение*. Процесс образования и созревания мужских половых клеток сперматозоидов (мужской гаметогенез). Происходит в определённой, регулируемой последовательности событий. У позвоночных находится под контролем гипоталамо-гипофизарной системы. В процессе сперматогенеза коммитированная диплоидная *стволовая клетка* делится, давая начало двум *сперматогониям*. Несколько сперматогониев объединяются с помощью цитоплазматических мостиков и сообща проходят митоз, превращаясь в *первичные сперматоциты*. Каждый первичный сперматоцит, проходя редукционное деление (деление мейоза I), образует две гаплоидные клетки – *вторичные сперматоциты*. На стадии мейоза II из вторичных сперматоцитов образуются *сперматиды*, которые претерпевают дифференцировку и формируют жгутик (“хвостик”). Именно на стадии сперматид цитоплазматические мостики разрушаются и образуются зрелые сперматозоиды, несущие гаплоидное ядро (см. **Сперматоциты**).

Получены данные, показывающие, что сперматогенез у человека может находиться под контролем так называемой HAR1-последовательности, принимающей участие в нейрогенезе коры головного мозга (см. **Зоны ускоренного развития у человека**). Поскольку продукция сперматозоидов у мужчины продолжается в принципе на протяжении всего постпубертатного периода жизни, со всё возрастающим числом предшествующих клеточных циклов деления в генеративных клетках, то в результате, чем старше мужчина, тем больше мутаций накапливается в его созревших половых клетках. По этому поводу английский генетик Джеймс Кроу сказал так: “*Наибольшая мутационная угроза здоровью человеческих популяций исходит*

от плодовитых стариков”. В то же время, в свете этих представлений трудно объяснить половое поведение “снежных” японских обезьян, у которых потомство преимущественно от старых и опытных самцов.

Новосибирскими исследователями из Федерального центра Института цитологии и генетики СО РАН в масштабных популяционных исследованиях показано, что репродуктивное здоровье молодых российских мужчин находится под угрозой; основные показатели спермограмм, такие как число сперматозоидов в эякуляте, их активность и морфологические характеристики (см. **Тератозооспермия, Олигоспермия**), а также гормональные профили неуклонно ухудшаются, что сказывается на демографических показателях нашей страны (на одну женщину у нас в среднем приходится 1, 7 ребёнка, а для простого воспроизводства требуется показатель 2,2!).

Интересно также отметить, что самцы дрозофил с кариотипом XO, у которых нет Y-хромосомы, жизнеспособны, но полностью стерильны (в соматических клетках нормальных мух Y-хромосома гетерохроматинизирована и, по-видимому, полностью неактивна). В то же время мухи, имеющие две Y-хромосомы, производят сперматозоиды, длина которых больше в два раза, чем у нормальных сперматозоидов.

**Сперматогониальные стволовые клетки (SSC).** От греч. sperma – семя и gonía – рождение. Диплоидные клетки, локализованные в мужских гонадах (яичках, или тестикулах), образующие в процессе сперматогенеза *сперматогонии* и далее *сперматоциты* 1-го и 2-го порядка, *сперматиды* и зрелые *сперматозоиды* (см. **Сперматогонии, Сперматоциты**). Генетические дефекты в SSC часто приводят к мужскому бесплодию, называемому *необструктивной азооспермией\**, вызванной нарушениями процесса сперматогенеза (см. **Сперматогенез**).

\*Азооспермия – отсутствие сперматозоидов в семенной жидкости (сперме). Бесплодие может быть вызвано и неподвижностью сперматозоидов или их низкой двигательной активностью, или изменением формы головки сперматозоидов, которые движутся только по кругу. Бесплодие может быть также связано с олигоспермией (см. **Варикоцеле**).

**Сперматогонии.** От греч. sperma – семя и gonía – рождение. Диплоидные мужские половые клетки, находящиеся на первом этапе сперматогенеза – предшественники сперматоцитов.

**Сперматозоиды\*.** От греч. sperme – семя, zoon – животное и eidos – сходство, вид. Мужские половые высоко дифференцированные клетки (гаметы), специализация которых направлена на поиск и осеменение яйца\*\*. Типичный сперматозоид состоит из головки, шейки и хвоста (т. е. относится к клеткам заднежгутикового типа). Головка сперматозоида содержит ядро и очень небольшое количество цитоплазмы. Передняя часть головки прикрыта *акросомой* – видоизменённым аппаратом Гольджи, содержащей литические ферменты, обеспечивающие проникновение

сперматозоида в яйцеклетку в процессе оплодотворения (см. **Акросома**). В средней части (между головкой и шейкой) лежат центриоли. В шейке сосредоточены митохондрии, окружающие 20 микротрубочек, проходящих по центральной оси и формирующих жгутик (“хвост”) сперматозоида (см. **Аксонема**). Образно можно сказать, что сперматозоид – это плотно упакованный генетический материал (ДНК), снабжённый мощным, но кратковременно действующим двигательным аппаратом и эффективной энергетической установкой\*\*\*. У человека сперматозоиды образуются в мужской половой железе – семенниках, или тестикулах, а масса сперматозоида в 10 тысяч раз меньше массы яйцеклетки! Синонимы – *спермии*, *андроциты* и *антерозоиды* (последние характерны для цветковых растений).

\*Сперматозоиды были открыты в 1677 г. Антони ван Левенгуком.

\*\*Только подвижный сперматозоид способен проникнуть в яйцеклетку и доставить в неё недостающий для развития эмбриона мужской геном. Но это касается только млекопитающих, не способных к партеногенезу (см. **Партеногенез**). В то же время у многих видов членистоногих, например, у некоторых ракообразных, спермии неподвижны. Так у речного рака спермий имеет дисковидную форму и оснащён многочисленными лучевидными отростками. У некоторых раков спермии имеют очень крупные размеры. Так спермий ракушковых раков самый длинный из всех известных у животных. Его длина достигает 6 мм, что в 10 раз больше длины самого рака. У десятиногих раков вместо хвостовой нити присутствует хвостовая капсула, а шейка снабжена тремя отростками. Отличительной особенностью нематод является отсутствие клеток, снабжённых жгутиками или ресничками, поэтому спермии у них лишены хвостовой нити (“хвостика”) (см. **Нематоды**).

\*\*\*Митохондрии сперматозоидов помечены убиквитином и зигота их “разбирает”; тем самым исключается двойной набор митохондриальных (митохондрионных) генов в зиготе, которым можно объяснить высокий процент летальности эмбрионов, полученных в результате процедуры клонирования (см. **Клонирование**).

**Сперматофоры.** От греч. *sperma* – *семя* и *phoros* – *несущий*. Капсульные образования (пакеты, футляры, или мешочки различной формы и строения), в которых хранятся и переносятся сперматозоиды. Характерны для некоторых животных с внутренним и наружновнутренним осеменением, таким как моллюски, погонофоры, пиявки, черви, многие членистоногие\* (паукообразные\*\*) и некоторые земноводные. Имеют различную форму, строение и размеры. У некоторых осьминогов сперматофоры представляют собой узкие длинные (до 80 см!) мешки цилиндрической формы. У каракатиц сперматофор состоит из резервуара, содержащего сперматозоиды, закрученного переднего конца и семяизвергательного аппарата. Оболочка сперматофора относится к хитиноидному типу. Передача сперматофора от самца самке может осуществляться в процессе сложных половых поведенческих актов,

в результате которых сперматофор вводится в тело самки. Сперматозоиды высвобождаются из сперматофоров по выносящему каналу или благодаря разрушению их стенки (см. **Гонофоры**, **Гектокотиль**, **Спермоцейгма**).

\*Наружно-внутреннее осеменение для наземных членистоногих является таким же первичным, как и наружное осеменение у водных форм.

\*\*У некоторых видов пауков самец переносит сперматофор при помощи хелицер.

**Сперматоциты.** От греч. sperma – *семя* и kytos – *клетка*. Генеративные диплоидные клетки, из которых образуются *сперматозоиды*. Сами сперматоциты возникают в результате нескольких делений из *сперматогониев*, перешедших в период роста, а затем проходят два деления созревания (два мейотических деления). Первое деление приводит к образованию из одного сперматоцита, носящего название сперматоцит 1-го порядка двух гаплоидных сперматоцитов 2-го порядка (их называют ещё *сперматодами*), в результате деления которых в ходе второго мейотического деления возникают четыре *сперматиды*, содержащие по гаплоидному набору хромосом.

**Спермацет.** От греч. sperma – *семя* и лат. cetus < греч. ketos – *крупное морское животное* (кит, дельфин, акула). Воскоподобное вещество, состоящее из смеси восков и триацилглицеридов, включающих множество ненасыщенных жирных кислот. Содержится в специальной полости в голове кашалота, в особом “мешке”, называемом *спермацетовый орган*, который составляет до одной трети от полной массы взрослого кашалота (~4 т). Спермацет, застывая или плавясь, регулирует плавучесть животного в зависимости от плотности (температуры) воды. К несчастью для популяции кашалотов, спермацет используется в парфюмерии, косметике и как смазочный материал, а когда-то применялся и как ламповое масло. Синоним – *спермацетовое масло*.

**Спермации.** От греч. sperme – *семя* и kytos – *клетка*.  
1. Неподвижные, лишённые жгутиков мужские половые клетки у некоторых водорослей (например, красных). 2. Мелкие мужские гаметы у высших грибов аскомицетов, обеспечивающие половой процесс, который называется *сперматизацией*, а также споры сумчатых грибов, входящих в состав лишайников (см. **Антерозоиды**). 3. Неподвижные мужские гаметы – *пикноспоры*, образующиеся в пикнидах ржавчинных грибов (см. **Пикноспоры**).

**Спермоцейгма.** От греч. sperma – *семя* и zeugma – *связь, соединение*. Объединение двух и более сперматозоидов в единое образование у некоторых насекомых и костистых рыб с внутренним оплодотворением. Отличается от *сперматофора* отсутствием общей оболочки (капсулы).

**Спикулы.** От лат. spīca – *острый конец, верхушка* < spīcula (spīcule, spīculum) – *кончик, остриё, жало* (синоним стилета). В общем смысле – маленький игловидный предмет. 1. Скелетные структуры (элементы) беспозвоночных (иглы у губок). Термин обозначает разнообразные

по форме иглы, состоящие обычно из карбоната кальция и оксида кремния (CaCO<sub>3</sub>, SiO<sub>2</sub>). 2. Элементы полового аппарата у круглых червей (кутикулярные спикулы, способствующие половому акту). 3. Небольшой костный осколок (в медицине). 4. Вторичный колосок у злаков.

**Спинбаркейт.** От нем. Spinnbarkeit – буквально, *неспособность к прядению*. Термин относится к цервикальной (шеечной) слизи, которая в овуляционный период у женщины приобретает вязкую эластичность (тянется).

**Спиральный клапан.** Анатомическая структура в виде ленты, закрученной в спираль и способной поворачиваться на 360°, характерная для трёхкамерного сердца амфибий. Спиральный клапан располагается вдоль всей полости артериального конуса и делит её на две половины таким образом, что в начале систолы “более венозная” кровь направляется в отверстия кожно-лёгочных артерий, а затем при увеличении давления в желудочке клапан смещается и открывает отверстия системных дуг, куда устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка. В конце систолы всё возрастающее давление сдвигает спиральный клапан дальше, освобождая отверстия сонных артерий. Таким образом, спиральный клапан снижает негативные последствия смешивания венозной и артериальной крови в единственном неразделённом желудочке у амфибий.

**Спириллы.** От лат. spirilla, уменьшительное от spira – *изгиб, извив*. Бактерии, имеющие форму спиралек (извитых, изогнутых палочек).

**Спирохеты.** От лат. spira\* (spirae) < греч. speira – *изгиб, извив, виток* и греч. chaite – *волосы*. Тонкостенные бактерии (палочки) с волосовидной изогнутой (извитой) формой клетки. Движение спирохет обеспечивают ундулирующие аксиальные структуры – нитевидные образования, сходные со жгутиками простейших, но функционирующие иначе, поскольку представляют собой периплазматические “фибриллы” (находятся под чехлом, покрывающим клетку), закрученные вокруг спирально изогнутого цилиндра клетки и не выходящие в среду, окружающую клетку. Отсюда движение спирохет обусловлено волновыми колебаниями, изгибанием тела самих очень гибких клеток. Клинически значимы три семейства спирохет: 1. Трепонемы, вызывающие сифилис, а также невенерические трепонематозы; 2. Боррелии, вызывающие болезнь Лайма; 3. Лептоспиры, вызывающие лептоспироз.

\*Уменьшительное производное – spirilla.

**Сплайсинг.** От англ. splicing\* – *соединение внакрой, сращивание*. Процесс реорганизации генетического материала, происходящий после транскрипции. Представляет собой второй (завершающий) этап процесса созревания первичного транскрипта (пре-мРНК, входящих в группу гетерогенной ядерной РНК, или гЯРНК), заключающийся в ковалентном соединении концов экзонов, после вырезания интронов – некодирующих последовательностей. Катализируется малыми ядерными рибонуклеопротеидными частицами (мяРНП, или snRNP, от англ. “small nuclear ribonucleic particles”), обозначаемыми как U1, U2, U4, U5 и U6,

в состав которых входит одна из молекул малых ядерных РНК (мяРНК, snRNA) и несколько белков. В геноме у человека обнаружено 80 генов мяРНК (см. **Сплайсосома**).

Сплайсинг некоторых генов может происходить с участием рецепторного мембранного белка, получившего название Ire1p и локализованного в ЭПР в области, образующей ядерную оболочку. Этот белок обладает различными функциональными доменами, один из которых серин-треониновая киназа, активирующаяся в результате димеризации белка Ire1p и приводящая к его аутофосфорилированию (причём димеризация происходит только в *отсутствии* лиганда Ire1p – белка BiP). В нормальных условиях, т. е. в присутствии BiP\*\* димеризация не происходит, поскольку домены, отвечающие за димеризацию, связаны BiP. В условиях клеточного стресса, когда образуется много неправильно свёрнутых белков, BiP связывается с этими aberrантными белками, и это открывает путь к активации киназных доменов Ire1p и его аутофосфорилированию. Аутофосфорилирование Ire1p, в свою очередь, активирует второй домен, катализирующий удаление интрона из иРНК, транскрибированной с гена *Нас1*. После удаления интрона лигаза тРНК соединяет экзоны с образованием новой иРНК, которая транслируется в белок НАС1Р.

\*Старый английский морской термин, обозначающий сращивание концов канатов или верёвок. Сплайсинг впервые был выявлен в молекулах поздних мРНК у аденовирусов животных (Berget S.M., Moore C., Sharp P.A., 1977).

\*\*Белок BiP (аббревиатура от англ. “binding protein” – *связывающий белок*) из группы hsp70 содержится в высокой концентрации в люмене ЭПР, а также в цитозоле и представляет собой шаперон, с которым встречаются большинство вновь синтезированных белков при формировании их нативной структуры (см. **Шапероны**).

**Сплайсинг альтернативный\***. Процесс образования больше одного конечного РНК-продукта (нескольких альтернативных мРНК) из одного первичного транскрипта, путём “сращивания” разных экзонов (за счёт удаления определённых экзонов, а не их перестановки!). В результате одному и тому же гену может соответствовать несколько мРНК. Протекает не только в ядре, но и вне ядра\*\*. Пока идентифицировано только несколько белковых факторов, регулирующих альтернативный сплайсинг транскриптов ряда генов. Возможно, что они образуют различные ансамбли (комбинации), работающие в разных клетках в разные периоды онтогенеза (см. **Дифференцировка**). Но более вероятно, что регуляцию альтернативного сплайсинга осуществляют многочисленные микро-РНК, маркирующие определённые последовательности в первичных транскриптах и дающие сигналы сплайсосомам\*\*\*. Считается, что у млекопитающих альтернативному сплайсингу подвергается значительная часть гетерогенной ядерной РНК (гяРНК). Альтернативный сплайсинг во многом определяет многообразие синтезируемых

в организме белков, превышающих число структурных генов, т. е. определяет несоответствие протеома общему количеству генов в геноме. У человека транскрипты около 40 % генов претерпевают альтернативный сплайсинг.

\*Явление альтернативного сплайсинга впервые было открыто на *аденовирусах*.

\*\*В экспериментах на мышах обнаружено, что альтернативный сплайсинг может протекать в дендритах нейронов. Высказана гипотеза, согласно которой нейроны запасают первичные РНК-транскрипты и сплайсируют их только тогда, когда появляется необходимость в соответствующих белках.

\*\*\*Или другие виды РНК, закодированные в высококонсервативных повторяющихся последовательностях “хламовой ДНК”, которые отвечает за формирование прямых регуляторных сетей, состоящих из РНКовых молекул-регуляторов (см. **Alu-повторы**).

**Сплайсосома (сплайсеосома).** От англ. splicing – *соединение внакрой, сращивание* и греч. soma – *тело*. Комплекс, состоящий из первичного транскрипта (пре-мРНК) и мяРНП, который осуществляет обнаружение (идентификацию) в них интронов с последующим вырезанием их и проведением сплайсинга (“сшивания”) концов экзонов, остающихся в процессируемой РНК. Предполагается, что мяРНК образуют в сплайсосоме между собой и с пре-мРНК канонические пары, ориентирующие реакционные группы и точно сводящие сплайсируемые концы экзонов. Катализ процессов, протекающих в сплайсосоме, имеет рибозимную природу (см. **Рибозимы**). В состав *сплайсосом* входит 5–7 малых ядерных рибонуклеопротеидов (snRNP – *small nuclear ribonucleoprotein\**) – РНП-частиц (U1, U2, U4, U5 и U6 snRNP). В каждой такой частице содержится одна мяРНК (малая ядерная РНК, длиной 90–400 нуклеотидов) и 6–7 молекул белка\*\* (см. **Спеклы, Сплайсинг**).

\*Иногда их называют *снурпсами* (от англ. акронима “snurps” – *small nuclear ribonucleoproteins*).

\*\*Сложность и точность процесса сплайсинга заставляет предполагать, что сплайсосома может использовать сотни специальных белков и малых некодирующих РНК, а нарушения сплайсинга, возникающие из-за мутаций в них, а также в динуклеотидных сайтах, локализованных в первичных транскриптах и направляющих сплайсинг, могут приводить к возникновению тяжёлых патологических состояний (см. **Пигментный ретинит, Синдром Тауби-Линдера, Саркома Капоши**).

**Спленоциты.** От англ. < греч. spleen – *хандра, сплин* (селезёнка) и kytos – *клетка*. Общее название клеток селезёнки.

**Спланхнология.** От греч. splanchna – *внутренности* и logos – *учение*. Раздел анатомии, изучающий пищеварительную, выделительную и дыхательную системы.

**Спленалгия.** От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и algos – *боль*. Боль в области селезёнки. Синонимы – *спленодиния* (от греч. odyne – *боль*).

**Спленопатия.** От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка*, pathos – *страдание* и -ia – *условия*. Любое заболевание селезёнки.

**Спленома.** От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и oma – *вздутие*. Опухоль селезёнки (в общем смысле её увеличение).

**Спленомегалия.** От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и megas – *большой*. Синоним – *мегалоспления*. Например, увеличение селезёнки застойное, у больных малярией (гиперреактивное увеличение), гемолитическое.

**Спленопатия.** От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и patos – *страдание*. Общий термин, обозначающий любое заболевание селезёнки.

**Спленэктомия.** От греч. splen (англ. spleen) – *селезёнка* и ektome (лат. excision) – *отрезание*. Полное удаление селезёнки.

**Сплиттинг.** От англ. split-ting – *расщепление*. Фрагментация молекулы путём расщепления ковалентных связей.

**Сподогенный.** От греч. spodos – *пыль, пепел, шлак* и genan – *порождать*. Образующий пыль. Например, сподогенные тромбы.

**Спонгин.** От греч. spongia – *губка* и protein – *белок*. Рогоподобное вещество из группы склеропротеинов, близкое по составу к шёлку, из которого образуется скелет, создающий опору для тела и внутренних полостей у некоторых видов губок\*. Спонгин содержит около 1 % йода, связанного с остатками тирозина (как в тиреоглобулине). Спонгиновый скелет представляет собой сложную сеть волокон, образуемых клетками-спонгиобластами. У многих видов губок скелет представлен минеральными иглами (*спикулами*) или мелкими тельцами (*конкрециями*), образующимися в специальных клетках-склеробластах.

\*Только очень мелкие губки не имеют скелета.

**Спонгиоз.** От греч. spongia – *губка* и -osis – *состояние*. Губчатость нервной ткани, развивающаяся при губкообразных энцефалопатиях, таких как прионные (“бешенство коров”) и нейродегенеративные (болезнь Альцгеймера) заболевания. Обусловлена амилоидозом и гибелью нейронов с развитием последующего глиоза (“реактивного” астроцитоза). На самом деле в сложном и многоэтапном процессе повреждения клеток ЦНС ведущую роль играют глия и микроглия (см. **Глия, Микроглия, Глиоз**).

**Спондилёз.** От греч. spondylos – *позвонок*. Хроническое заболевание позвоночника, характеризующееся дегенеративными процессами в позвонках.

**Спондилит.** От греч. spondylos – *позвонок* и суффикса “ит”, указывающего на инфекционный воспалительный характер процесса. Воспаление позвоночника или его отделов.

**Спондилоартроз.** От греч. spondylos – *позвонок* и arthron – *сустав*. Хроническое заболевание межпозвоночных дисков, приводящее к их деформации и дегенерации.

**Спондилолистез.** От греч. spondylos – *позвонок* и lystes – *сдвиг, смещение*. Смещение позвонка, например, назад – *ретроспондилолистез*.

**Спонгиозный.** От англ. spongiuous < греч. spongia (spoggos) – *губка* и -osis – *состояние*. 1. Губчатый, ноздреватый, рыхлый. 2. Похожий на губку (спонгоидный).

**Спонтанные генетические мутации.** От лат. spontaneus – *самопроизвольный*. В отличие от рецессивных или доминантных наследственных мутаций, спонтанные мутации возникают как результат неблагоприятного воздействия окружающей среды и составляют немалую долю в общем пуле генетических мутаций. Считается, что в процессе эмбрионального развития у каждого современного человека накапливается не менее 10 новых, как правило, рецессивных и потому не проявляющихся мутаций.

**Спорадический.** От греч. sporadikos – *отдельный, рассеянный, разбросанный, единичный, одиночный*. В широком смысле – *незакономерный, возникающий от случая к случаю*. Например, спорадический тип заболевания или *спорадический рак* – случайный (не наследственный) рак, возникающий в результате накопления мутаций в генах, регулирующих пролиферацию соматических клеток.

**Спорадический рак прямой кишки.** От греч. sporadikos – *отдельный, рассеянный*. Заболевание, вызванное утратой импринтинга гена инсулиноподобного фактора роста-2 (*IGF-2*), который в норме импринтирован (инактивирована его копия, полученная от матери; работает только отцовская копия) (см. **Импринтинг, Эпигенез**).

**Спорангии.** От греч. spora – *семя, сев* и angeion (angion) – *сосуд*. Органы размножения у растений, в которых образуются споры. У грибов спорангии – особые клетки, в которых образуются эндогенные (внутри этих клеток) споры.

**Спорангиоспоры.** Эндогенные неподвижные споры, образующиеся у грибов в спорангиях (см. **Спорангии**). Для грибов, живущих в воде характерны подвижные споры – *зооспоры*.

**Спорическая редукция.** От греч. spora – *семя, сев* и лат. reductio – *возвращение, обратное приведение* (восстановление). Уменьшение числа хромосом до гаплоидного набора (редукционное деление), происходящее при образовании спор. Имеет место у всех высших растений и некоторых водорослей.

**Спория.** От нем. Spore < греч. spora – *семя, сев* и -ia – *условия*. Процесс образования спор (см. **Спорогенез**).

**Спорогенез.** От греч. spora – *семя, сев* и genesis – *происхождение*. Процесс образования спор. Синонимы – *спория, спорогония*.

**Спорогония.** От греч. spora – *семя, сев* и gonia (gonos) – *рождение*. 1. Размножение спорами. 2. Спорообразование (спорогенез, спория). 3. Процесс бесполого размножения в жизненном цикле споровиков, представляющий собой серию митотических делений гаплоидных клеток *спорозоитов* (см. **Спорозоиты, Шизогония**).

**Спорозоиты.** От греч. *spora* – *семя, сев* и *zoon* – *животное*. Гаплоидные клетки, возникающие в жизненном цикле споровиков (см. **Спорогония, Шизогония**).

**Спородерма.** От греч. *spora* – *семя, сев* и *derma* – *кожа*. Внешняя оболочка у пыльцевых зёрен (спор), состоящая из *спорополленинов* (см. **Спорополленины**). Отличается сложностью и разнообразием форм. В спородерме под световым микроскопом различают два слоя: внутренний, носящий название *интины*, и наружный – *экзины*.

**Спородохии.** От греч. *spora* – *семя, сев* и греч. *dochia* – *подушечка*. Сплетения конидиеносцев (конидиефоров) у несовершенных грибов\* из группы гифомицетов (гифомикотов), а также скопления конидиеносцев в виде “подушечек” на сплетении гиф – *ложе* у асковых (высших) грибов при бесполом размножении.

\*Грибы, у которых *изначально* не был обнаружен половой процесс.

**Спорополленины.** От греч. *spora* – *семя, сев* и *pollina* – *пыльца*. Высокополимерные продукты оксикарбоновых кислот, адкрустирующие клеточные оболочки пыльцевых зёрен, носящих название *спородермы*\*. Омыляются только при сплавлении со щелочными металлами\*\* (см. **Кутины, Суберины**).

\*Мономеры для синтеза спорополленинов вырабатывают клетки *тапетума* (см. **Тапетум**).

\*\*Наиболее устойчивые из известных органических соединений. В торфяных болотах предохраняют пыльцу и споры грибов от разложения в течение многих тысячелетий. Эта особенность спорополленинов используется в палеоботанике.

**Спорофилл.** От греч. *spora* – *семя, сев* и *phyllon* – *лист*. Спороносный лист. Лист, на котором развиваются спорангии (у высших растений, например, папоротникообразных)

**Спорофиты.** От греч. *spora* – *семя, сев* и *phyton* – *растение*. Свободноживущая или паразитическая генерация у архегониат или явнобрачных, возникающая из оплодотворённой яйцеклетки. Клетки спорофита имеют диплоидный набор хромосом, который затем редуцируется до гаплоидного набора в процессе образования спор, в последующем воспроизводящих половое поколение гаметофит. Другими словами, спорофит – бесполое поколение у низших растений (мхов, папоротников), развивающееся из зиготы и образующее некопулирующие гаметы (споры). Спорофит чередуется с поколением, имеющим признаки пола (см. **Гаметофит**).

**Спорула.** От греч. *spogula* (англ. *spore*) – *маленькая спора*.

**Споруляция.** От греч. *spogula* – *маленькая спора* и *-ia* – *условия*.  
1. Процесс образования бактериальных спор в результате изменения морфологии и функции клеток (см. **Споруляция бактериальная**).  
2. Процесс формирования аскоспор у дрожжей. Осуществляется с помощью мейотического деления диплоидных клеток, приводящего к образованию четырёх гаплоидных ядер. Исходная дрожжевая клетка

при этом модифицируется и превращается в *аску* (сумку), несущую четыре аскоспоры. Дрожжевые споры образуются в результате мейоза. 3. Процесс выхода (освобождения) спор из сумок. У лишайников споруляцию стимулирует увлажнение.

**Споруляция бактериальная.** От греч. *spora* – *семя*. Процесс, приводящий к образованию спор (экзо- или эндоспор) и представляющий собой простую форму дифференцировки у некоторых бактерий. Споруляция начинается с асимметричного деления клетки, приводящего к образованию двух различных компартментов – *предспоры*, превращающейся в *эндоспору*, и материнской клетки, лизирующей после образования эндоспоры с освобождением последней (см. **Споры бактериальные**).

**Споры.** От греч. *spora* – *семя*. 1. Одноклеточные образования, возникающие в процессе *спорогенеза* (или *спори*) *облигатные* бесполое клетки, служащие для бесполого размножения у споровых растительных организмов, например, у водорослей и грибов. Споры являются переходными формами между двумя поколениями (*спорофитом* и *гаметофитом*), или в общем смысле, при переходе от диплоидных ядер к ядрам гаплоидным (см. **Апланоспоры**, **Зооспоры**, **Гипноспоры**). Синоним – *тельца размножения* (устар.), *зародышевые клетки*.

2. Форма переживания неблагоприятных условий внешней среды у спорообразующих микроорганизмов, например, у бацилл (см. **Споры бактериальные**). Существование таких форм (структур) микроорганизмов поддерживает реальность идеи панспермии (см. **Панспермия (гипотеза панспермии)**).

**Споры бактериальные.** От греч. *spora* – *семя*. Клетки (клеточные структуры) особого типа, обладающие устойчивостью к длительному переживанию неблагоприятных условий внешней среды (переживанию длительных периодов стресса)\*, находясь в состоянии анабиоза\*\*. Одновременно споры представляют собой форму распространения бактерий в окружающей среде, благодаря чему спорообразующие бактерии в природе вездесущи. Бактериальные споры характерны для различных видов семейств *Bacillus*, *Clostridium*, *Streptomyces*, а также для *миксобактерий*. Споры образуются внутри клетки и содержат нуклеоидную ДНК, немного цитоплазмы и плазматическую мембрану, а снаружи окружены кератиноподобной оболочкой, содержащей *дипиколиновую кислоту*, связывающую ионы кальция (см. **Споруляция бактериальная**). Когда благоприятные условия восстанавливаются, споры прорастают, вновь образуя нормальную бактериальную клетку.

\*Таких как истощение питательных веществ (недостаточность источников углерода и азота), высокая плотность клеточной популяции, действие химических или физических факторов (споры защищены от высыхания, нагревания, действия химических веществ и радиации). Антибиотики не эффективны против спор, но споры инфекционных семейств грамотрицательных бактерий *Bacillus* (в частности, возбудитель

сибирской язвы\*\*\*) и *Clostridium* (возбудители столбняка и ботулизма), попадая в организм, его заражают!

\*\*Споры не обладают метаболической активностью, оставаясь в таком состоянии многие годы.

\*\*\*В отличие от других бактерий капсула этого возбудителя образована полимером D-глутаминовой кислоты.

**Спрединг.** От англ. spreading – *распространение*. Термин касается способности гетерохроматина инактивировать перемещённые к нему эухроматиновые гены. При этом инактивация резко заканчивается в различных местах хромосомы в разных клетках. Однако при суммировании частоты инактивации одного и того же района в разных клетках оказывается, что чем дальше ген будет расположен от точки соединения гетерохроматина с эухроматином, тем меньше вероятность того, что он будет “выключен”.

**Спру.** От англ. sprue – *тропические афты\**. Хроническое заболевание кишечника, обусловленное нарушением процесса всасывания (в том числе стеатореей). Сопровождаются поносами, анемией, глосситом и крайним истощением (алиментарной дистрофией). Различают тропическую\*\* и нетропическую (глутеновая болезнь)\*\*\* формы (см. **Стеаторея**).

\*Cachexia aphthosa (psilosis) – кахексия, характеризующаяся наличием язв.

\*\*Тропический понос, сопровождающийся инфекцией, недостатком фолиевой кислоты, и как следствие, макроцитарной анемией.

\*\*\*Целиакия (celiac disease), при которой пептиды (белковые фрагменты, содержащие глутамин и пролин и состоящие из 6–7 аминокислотных остатков), образующиеся из главного белка клейковины пшеницы *глутена*, всасываются в кровь целиком и индуцируют образование антител, повреждающих клетки слизистой оболочки кишечника (см. **Целиакия, Глутен**).

**Спумавирусы.** От лат. spuma – *пена*. Вирусы подсемейства ретровирусов, которые были исходно обнаружены как загрязнители (контаминанты) первичных клеточных культур (Hooks J. J., Gibbs C. J., 1975). Вызывают характерную пенную дегенерацию клеток культуры (цитоплазма клеток имеет как бы вспененный вид из-за наличия большого числа вакуолей). Спумавирусы выявлены у многих представителей млекопитающих, включая человека. Синонимы – “*пенящие вирусы*” (англ. the foamy viruses), “*пенящий агент*”.

**“Спутник”.** Хромосомный сегмент, расположенный дистально от вторичной перетяжки. Некоторые хромосомы содержат *вторичную перетяжку*, расположенную вблизи дистального конца хромосомы и отделяющую небольшой участок – придаток или спутник\*. Цитологически различают несколько типов спутников: *микроспутники*, *макроспутники*, *линейные спутники*, *терминальные* и *интеркалярные* спутники. В зоне вторичных перетяжек хромосом располагаются

ядрышковые организаторы – участки хромосом, содержащие рибосомные гены, и формирующие в интерфазе ядрышко.

\*Такие хромосомные придатки были открыты и названы “спутниками” (лат. *satelles* (нем. *Satellit*, Трабант, англ. *satellite*) – *спутник*) в 1912 г. русским генетиком Сергеем Гавриловичем Навашиным (1857–1930). Чуть позднее, в 1914 г., Навашин установил, что в участке прикрепления нитей веретена располагается перетяжка и по её локализации можно идентифицировать четыре типа хромосом: 1. Равноплечие – *метацентрические*. 2. Неравноплечие – *субметацентрические*. 3. “Крючковидные” (по Навашину) с почти незаметным вторым плечом – *acroцентрические*. 4. *Телоцентрические*, у которых центромера находится почти на конце хромосомы. Здесь следует отметить, что концы нормальных хромосом всегда защищены теломерами, поэтому истинных телоцентрических хромосом быть не может.

**С-реактивный белок (CRP).** Белок острой фазы воспаления – сывороточный  $\beta$ -глобулин, с М.м. 21 kDa, синтезируемый печенью, концентрация которого повышается в крови у больных некоторыми воспалительными (инфекционными), дистрофическими и онкологическими заболеваниями. Активирует систему комплемента и способствует *конгломинации, преципитации, опсонизации и фагоцитозу* бактерий. В системе *in vitro* осаждает так называемый С-углевод (С-субстанцию), присутствующий во всех типах пневмококков\* (см. **Белки острой фазы, Воспаление**).

\*С-углевод получил своё название из-за способности прикрепляться к *углеводам* (Carbohydrates) стенки *Streptococcus pneumoniae*. Следует отметить, что уровень С-реактивного белка возрастает в присутствии многих микроорганизмов, а не только пневмококков (при остром воспалении), причём иногда тысячекратно. Поэтому, С-реактивный белок рассматривается как *провоспалительный маркёр*.

**Стагнопланктон.** От лат. *stagnum* – *стоячая вода* и греч. *plankton* – *блуждающий*. Планктон стоячих вод.

**Стагнофил.** От лат. *stagnum* – *стоячая вода* и греч. *philia* – *склонность* (*phileo* – *люблю*). Организм, предпочитающий стоячие воды.

**Стаз.** От греч. *stasis* – *стояние, неподвижность, задержка* (остановка). 1. В общем смысле *стаз* – это остановка или замедление движения содержимого полых трубчатых органов. В медицинском смысле *стаз* – это прекращение на ограниченном участке тока крови в капиллярах, прекапиллярах и мелких венах, например, *стаз* крови при венозной гиперемии (см. **Гиперемия венозная**). 2. Остановка (задержка) роста.

**Стазигенез.** От греч. *stasis* – *стояние, задержка* (остановка) и *genesis* – *происхождение, образование*. Стабилизация форм и типов организмов, происходящая в процессе эволюции.

**Стазис эволюционный.** От греч. *stasis* – *стояние* (остановка). Явление сохранения стабильности, неизменности видов живых

организмов. Некоторые виды животных и растений остаются неизменными в течение миллионов лет (см. **Градуализм**).

**Стазы.** От греч. stasis – *стояние*. Так называются касты муравьёв в колонии, различающиеся функциями и даже морфологией.

**Стамина.** От лат. stamina – *цветочная тычинка*. Микроспорофилл, или тычинка. Состоит из *тычиночной нити* (filament) и *пыльника* (anthera). Пыльник, в свою очередь, состоит из двух *тек*, или *спорангиев*, соединённых стерильным связником, каждый из которых содержит по два пыльцевых мешка, называемых также гнездами пыльника. Пыльник может состоять и из одного спорангия с двумя гнёздами. Тычиночные нити могут срастаться в один или несколько пучков и тогда говорят о моно-, ди- или *полиадельфических\** пучках пыльника (см. **Андроцей**).

\*От греч. adelphi – *братья* (вспомните, название города в США – Филадельфия, что буквально означает “братская любовь”).

**Стаминодии.** От лат. stamina – *цветочная тычинка* и греч. eidos – *сходство, вид*. Бесплодные тычинки с редуцированными пыльниками. Такие тычинки часто приобретают новую функцию, превращаясь в *нектарники* (см. **Нектар**).

**Старение.** Предпоследняя стадия процесса непрерывного развития организма, начинающаяся после приобретения зрелых форм и функций, и заключающаяся в длительном, сначала медленном, а затем ускоренном угасании и снижении жизненных функций. Старение – процесс универсальный\*, сопровождающийся повышением вероятности возникновения заболеваний, иногда фатальных. Другими словами, при старении в организме со временем происходит “что-то”, что увеличивает вероятность смерти, т. е. его надёжность и устойчивость неуклонно падают. Поэтому старение можно определить как медленный феноптоз, приводящий к нарушению *порядка*, почти как при болезни. Но при болезни есть вероятность его восстановления, а при старении – нет. Отсюда старение – это дорога с односторонним движением. В свете этих представлений старение – это генетически запрограммированный процесс, при котором “интересы” генома превалируют над интересами особи (индивида), потерявшей способность к размножению. В настоящее время эти взгляды поддерживаются многими учёными, хотя сохраняются и представления о постепенном накоплении в организме “ошибок” и “поломок”, неизбежно приводящих к смерти.

\*Считается, что некоторые виды животных умирают без предварительного старения, например, морские птицы фрегаты и альбатросы, двустворчатые моллюски-жемчужницы и красные трубчатые черви, обитатели глубоководных “чёрных курильщиков”.

**Старение клеток.** Под старением клеток понимают постепенную утрату ими способности к делению (пролиферации). Кроме того, стареющие клетки утрачивают способность к репарации своей ДНК. Различают хронологическое старение (viellissement) и старение как патологическое явление (senescence)\*. Старение всегда

сопровождается определёнными изменениями различных компонентов клетки. Долгое время считалось, что прекращение пролиферативной активности клеток является условием предотвращения их опухолевой трансформации. В настоящее время становится ясно, что стареющие клетки не только вносят свою лепту в механизмы общего старения организма (поскольку не способны к процессам клеточной регенерации), но они в определённых условиях способны также стимулировать процессы воспаления\*\*, приводящие к возрастным заболеваниям (например, атеросклерозу). В свою очередь длительное воспаление может приводить к опухолевой трансформации соседних клеток\*\*\*. Синоним – *физиологическое старение клеток*.

\*От лат. senescence – *старение* < senesco – *стареть*.

\*\*Секретируют разнообразные цитокины.

\*\*\*Стареющие клетки также секретируют факторы, стимулирующие клеточную пролиферацию и ферменты, расщепляющие белки внеклеточного матрикса (подобно метастазирующим раковым клеткам). Это явление получило название “секреторный фенотип, связанный со старением” (англ. “*senescence associated secretory phenotype*”, SASP).

**Старение клеток в культуре.** Под старением клеток в культуре понимается существование предельного срока культивирования клеток, выраженное числом пассажей, или удвоений клеточной популяции (“*population doubling time*”). Для диплоидных клеток человека этот показатель составляет  $50 \pm 10$  пассажей и называется *пределом* (лимитом) *Хейфлика*\*. Механизм старения клеток объясняется отсутствием в клетках первичных культур теломеразы, способной восстанавливать утраченные концы хромосом (см. **Теломераза**). Поэтому клетки, исчерпавшие лимит деления, чтобы сохранить целостность хромосом, перестают делиться, т. е. достигают “точки старения”. В норме большинство стареющих клеток со временем погибают. Немногие клетки, пережившие такой кризис, начинают экспрессировать теломеразу\*\* и становятся *иммортализованными*.

\*Американский клеточный биолог Леонард Хейфлик (Leonard Hayflick, 1965) обнаружил, что клетки в культуре утрачивают способность к пролиферации, пройдя определённое число циклов деления.

\*\*Теломераза активна *in vivo* в клетках большинства опухолей.

**Статин.** От лат. statum (statuo) – *устанавливать, ставить* и греч. **protein** – *белок*. Маркер покоящихся клеток – белок с М.м. 57 kDa.

Термин *статины* используется также для обозначения ряда нейропептидов, образующихся в гипоталамусе (см. **Статины**).

**Статины.** От греч. states – *стоящий, остановленный* (лат. statum, statuo – *устанавливать, ставить*). 1. Название, данное пептидным нейрогормонам (ингибирующим факторам), вырабатываемым в нейронах гипоталамуса, и выделяющимся в терминалях аксонов, заканчивающихся на сосудах воротной системы гипофиза в срединном возвышении ножки. Иначе, гормоны или химические посредники,

угнетающие секрецию гипофизарных тропных гормонов. Примерами могут служить *соматостатин*, подавляющий образование гормона роста соматотропина (см. **Соматостатин**), или *ПДФ* – пролактинингибирующий фактор, подавляющий образование пролактина. Синоним – *ингибирующие факторы (гормоны, или химические посредники)*.

2. Название *статины* носит также семейство факторов (фармпрепаратов), нормализующих обмен холестерина (снижающих содержание холестерина в кровеносном русле за счёт подавления его синтеза)\* и обладающих рядом других физиологических свойств. Статины впервые были получены из плесневых грибов\*\*. Как гиполипидемические средства\*\*\*, используются в клинической практике для лечения первичной или комбинированной *гиперхолестеринемии* и *гиперглицидеремии* (для профилактики сердечно-сосудистых нарушений), а также для укрепления стенок сосудов при лучевой терапии\*\*\*\*. Статины, не только снижают уровень холестерина в крови, но и оказывают противовоспалительное, а, значит, и противораковое действие. Наконец, согласно эпидемиологическим данным люди, принимающие статины, в меньшей степени подвержены развитию болезни Альцгеймера.

\*Мишенью статинов является фермент *3-гидрокси-3-метилглутарил-кофермент-А-редуктаза* (ГМГ-КоА (HMG-CoA) редуктаза).

\*\*Первый статин был открыт в 1976 г. японским исследователем Акиро Эндо, который назвал его Компактином. А затем был создан самый известный Аторвастатин.

\*\*\*Например, фармацевтические препараты Симвастатин (Зокор), Правастатин (Правахол), Ловастатин (Мевакор) и Фторвастатин (Аторис) – ингибиторы ГМГ-КоА (HMG-CoA) редуктазы – фермента, осуществляющего ранний этап синтеза холестерина, и активного преимущественно тогда, когда мы спим. Правастатин используется не только для профилактики инсультов, он также снижает вероятность возникновения диабета II-типа.

\*\*\*\*Делаются попытки использовать один из статинов, а именно ловастатин для превентивной терапии ректальных кровотечений после лучевой терапии рака предстательной железы.

**Статмин.** От лат. *status* – *установленный, стояние* и греч. *protein* – *белок*. 1. Внутриклеточный сигнальный белок, участвующий в передаче пролиферативных стимулов. Повышенный уровень фосфорилированной формы белка указывает на наличие детской лейкемии (используется как маркер для диагностики этого заболевания).

2. Ген, повышенная экспрессия которого связывается с проявлениями бесстрашия.

**Статолиты.** От греч. *statos* – *стоящий* и *lithos* – *камень*. 1. Мелкие известковые (кальцитные) камешки (или инородные твёрдые образования), находящиеся в статико-акустическом аппарате у многих животных от медуз, моллюсков, голотурий и членистоногих до позвоночных

(*статолиты* вестибулярного аппарата), служащие для ориентации в пространстве. 2. Мелкие подвижные зёрна крахмала в клетках чехлика корня и других растущих частях растений, играющие роль в определении направления роста органов (в частности, направляют движение пузырьков Гольджи). При изменении оси органа статолиты, опускаясь, вызывают его геотропический изгиб.

**Статоцисты.** От греч. *statos* – *стоящий* и *kystos* (*kystis*) – *пузырь, клетка*. 1. Слуховые пузырьки – органы равновесия у беспозвоночных (например, у плоских червей). У гидроидных медуз представляет собой замкнутые пузырьки, выстланные чувствительным эпителием и заполненные жидкостью и содержащие *статолиты* – кусочки карбоната кальция ( $\text{CaCO}_3$ ), раздражающие при смещении тела медузы волоски сенсорных клеток – *стереоцилий* (см. **Стереоцилии**). 2. У гребневиков *статоцист* – орган равновесия; расположен на противоположном ротовому отверстию полюсе тела (см. **Ктенофоры**). 3. У десятиногих раков *статоцисты* представляют собой открытое, сообщающееся с внешней средой, мешковидное впячивание внешних покровов, лежащее в основании антенулы. При этом роль статолитов играют попадающие в полость через отверстие статоциста песчинки. 4. Клетки растений, в которых образуются *статолиты* (см. **Статолиты**).

**Стафилококки.** От греч. *staphyle* – *виноградная гроздь* и *kokkos* – *зерно*. Шаровидные неподвижные грамположительные бактерии, способ деления которых приводит к образованию скоплений клеток, напоминающих гроздь винограда. Болезнетворные виды, например, *Staphylococcus aureus* (“золотистый” стафилококк)\* вызывает ангины и различные гнойные заболевания (нагноение ран, абсцессы, эндокардит, септический артрит, остеомиелит), а также пищевые отравления, синдром токсического шока, импетиго, фолликулит, целлюлит (более правильное название *липодистрофия*), бактериальный конъюнктивит и др. Все стафилококки продуцируют *каталазу*\*\* и выделяют токсины, называемые *суперантигенами*, которые являются причиной смертельных инфекций (см. **Суперантигены**). Опасность *St. aureus* усиливается тем, что он продуцирует *коагулазу*, которая вызывает свёртывание плазмы крови путём активации фибриногена с превращением его в *фибриновый* сгусток (см. **Фибрин**). Серьёзную клиническую проблему представляет устойчивая ко многим современным антибиотикам форма *St. Aureus* и, в частности, к метициллину, получившая обозначение MRSA – *St. Aureus, резистентный к метициллину*. С этой формой стафилококка обычно связано тяжелое течение внутрибольничных инфекций, а также сепсиса и пневмонии. Смертоносность *St. Aureus* связана и с тем, что он, попадая в организм, быстро проникает в клетки, в результате чего доступность антибиотиков к нему резко снижается. Бороться с такими формами патогенов учёные пытаются с помощью антибиотиков, конъюгированных со специфическими антителами, например, против *St. Aureus* (см. **Антибиотики**).

Обнаружено, что люди, страдающие ожирением и диабетом II-типа (инсулино-независимым диабетом)\*\*\*, сильнее колонизированы стафилококками, чем в среднем в популяции. Интересно также отметить, что стафилококки способны разрушить центр удовольствия в коре головного мозга, вследствие чего больные равнодушны к поцелуям.

\*Цвет колоний зависит от наличия в клетках каротиноидного пигмента – **стафилоксантина**.

\*\*Каталаза – важный фактор вирулентности, поскольку разлагает бактерицидную перекись водорода.

\*\*\*Диабетом, вызванным не инсулиновой недостаточностью, а инсулиновой резистентностью, связанной с невосприимчивостью к инсулину жировых клеток *адипоцитов*.

**Стация.** От лат. *statio* – *местопребывания*. Местопребывания совокупности особей одного вида растений или животных (используются ими постоянно или периодически). Например, *заповедные стации*.

**Ствол мозга.** Нижняя часть головного мозга, переходящая в спинной мозг. Регулирует сердечно-сосудистую и дыхательную системы, а также отвечает за поддержание состояния бодрствования. Через ствол мозга проходят основные двигательные и все сенсорные тракты, включая зрительные и слуховые пути.

**Стволовые клетки (СК, Stem cells)\*** Любые недифференцированные или малодифференцированные клетки, ещё “не знающие” во что они могут превратиться\*\* и служащие своеобразным полуфабрикатом для получения всех, или многих, или, по крайней мере, только одного типа коммитированных клеток-предшественников. Главной отличительной чертой СК является их способность к самообновлению, благодаря которой они остаются недифференцированными, пролиферативно покоящимися и обладающими неограниченным пролиферативным потенциалом, а равно и продолжительностью жизни, соизмеримой с продолжительностью жизни организма. При делении стволовой клетки только одна из дочерних клеток подвергается дальнейшим превращениям, а вторая остаётся неизменной, сохраняя все свойства СК. В результате, в норме, численность пула СК не изменяется, а восполнение численности специализированных клеток поддерживается за счёт деления возникших из СК потомков – популяции *родоначальных* клеток, которые при дальнейшем делении дифференцируются в соответствующие специализированные клетки. При этом, чем более дифференцированы клетки, тем меньшее число делений они могут совершить. Существование быстро обновляющихся тканей обеспечивается наличием в них СК (например, таких как кожа и кишечный эпителий). Поведение СК строго регламентируется их генетической программой и сигналами, которые они получают от окружения (именно от сигналов, получаемых стволовыми клетками, зависит направление их дифференцировки). По происхождению стволовые клетки подразделяют на: *эмбриональные, фетальные\*\*\*, клетки пуповинной*

*крови*, стволовые клетки пульпы молочных зубов у детей и *стволовые клетки взрослого организма*. Стволовые клетки есть во всех тканях, включая скелетные мышцы (их называют *сателлитными* клетками) и даже в небольшом количестве в сердечной мышце. В здоровых тканях поддерживается своеобразный баланс, сохраняемый как важнейший статус-кво между специализированными и стволовыми клетками. С возрастом этот баланс нарушается и число стволовых клеток необратимо падает, приводя, например, к потере мышечной массы тела.

\*Понятие “стволовые клетки” ввёл в начале XX в. русский гистолог Александр Александрович Максимов, эмигрировавший в США (*о* – ударная буква).

\*\*Поэтому их называют ещё и примитивными клетками.

\*\*\*От лат. *fetus* – *оплодотворённый* (плод). У человека зародыш старше 8-ми недель внутриутробного развития (фетальные клетки получают из абортивного материала).

**Стволовые гемопоэтические клетки\***. Хранилище гемопоэтических стволовых клеток (ГСК) – кроветворный красный костный мозг, где они находятся в окружении специальных стромальных клеток, создающих своеобразную индивидуальную *нишу обитания* ГСК (см. **Микроокружение**). При делении ГСК одна из дочерних клеток остаётся в нише, поддерживая нормальную численность популяции ГСК, а другая превращается в плюрипотентную (полипотентную) стволовую клетку (ПСК). Деление ПСК даёт клетки-родоначальницы миелоидной и лимфоидной линий дифференцировки (миелоидную родоначальную клетку и лимфоидную родоначальную клетку). Потомки родоначальных клеток дифференцируются и специализируются в различных направлениях, давая различные типы клеток-предшественников крови и иммунной системы (коммитированные клетки), постепенно утрачивающие способность к пролиферации. Гранулоцитарно-моноцитарный предшественник, даёт дифференцированные клетки – макрофаги и гранулоциты: нейтрофилы, базофилы и эозинофилы. Предшественник мегакариоцитов и эритроцитов даёт мегакариоциты, продуцирующие кровяные пластинки (тромбоциты), и эритробласты, дифференцирующиеся в эритроциты. Лимфоидная родоначальная клетка даёт предшественники В-лимфоцитов и предшественники Т-лимфоцитов, которые, в свою очередь, дают различные типы зрелых специализированных лимфоцитов.

\*Стволовые клетки взрослого организма, относящиеся к *мультипотентным* стволовым клеткам (к подобному типу клеток относятся и стволовые клетки мозга). В изучение гемопоэтических стволовых клеток внесли неоценимый вклад Александр Яковлевич Фриденштейн и Иосиф Львович Чертков.

**Стволовые клетки волосяных фолликулов**. Волосяной фолликул – это маленький мешочек, в котором находится стволовая клетка. Показано, что СК из волосяных фолликулов, могут превращаться

в нейроны (астроциты и олигодендроциты). По мере роста и развития волосяных фолликулов стволовые клетки также меняются. Если удастся получать разнообразные типы дифференцированных клеток из стволовых клеток фолликулов, то это будет самый доступный и почти неинвазивный метод их получения.

**Стволовые инициированные (индуцированные) клетки (iPS cells, induced pluripotent stem cells).** Клетки, представляющие собой подобие или аналог зародышевых (этически “беспроблемных”) плюрипотентных стволовых клеток, получаемых из соматических клеток. Выделение эмбриональных стволовых клеток связано с целым рядом морально-этических проблем, так как требует получения яйцеклеток или разрушения зародыша. Превращение обычных соматических клеток, к тому же взятых у пациента, нуждающегося в пересадке стволовых клеток (СК), позволит избежать этих трудностей. Было установлено, что при совместном культивировании эмбриональных стволовых и дифференцированных клеток млекопитающих, последние могут “перепрограммироваться” и вновь становиться не специализированными (стволовыми) клетками. Известно, что за превращение обычной соматической клетки в стволовую отвечают 4 гена (*Oct4/2*, *Sox2*, *Klf4* и *c-myc*, кодирующие транскрипционные факторы)\*, которые были клонированы и получены векторы, содержащие их. Эти векторы были сконструированы на основе обычных ретро- и лентивирусов. С помощью таких векторов в 2006 г. впервые удалось превратить фибробласты кожи мыши в плюрипотентные СК, которые в соответствующих условиях могут снова развиваться в любом заданном направлении. Например, показано превращение стволовых индуцированных клеток, или SCI (“*stem cells induced*”) в клетки сердечной мышцы и нейроны (см. **Кардиомиоциты**). Позднее (через 5 лет) были разработаны и другие подходы в перепрограммировании соматических клеток человека в плюрипотентные стволовые клетки с помощью только белков, а также дополнительной сверхэкспрессии специальных малых регуляторных РНК, резко увеличившие долю стволовых клеток на выходе\*\*. Обычно такие перепрограммированные клетки называют *индуцированными плюрипотентными стволовыми клетками* (“*induced pluripotent stem cells*” – iPS cells (IPSC, ИПСК)). Удалось даже клонировать мышь из ядра ИПС-клетки. Канадскими учёными ведутся успешные работы по получению iPSC из диплоидных фибробластов кожи человека и превращению их в клетки крови (лейкоциты, эритроциты и тромбоциты). В перспективе ИПСК будут использоваться не только для лечения ранее неизлечимых заболеваний, например, таких как нейродегенеративные, требующие подсадки утраченных в результате болезни клеток, но и для получения специфических *клеточных тест систем* для подбора лекарственных средств и оптимальных терапевтических подходов, реализуемых в рамках персонифицированной медицины\*\*\*.

Следует отметить, что клетки, обладающие высоким пролиферативным потенциалом, к сожалению, обладают и повышенной способностью к раковой трансформации.

\*По имени автора способа перепрограммирования их называют *факторами Яманаки*. Эти гены постоянно находятся в активном состоянии только у эмбрионов, а ген *Oct4* служит маркёром плюрипотентности (см. **Факторы Яманаки, Плюрипотентные клетки**). Для перепрограммирования фибробластов и других соматических клеток человека активируют также гены *Nanog* и *Lin28*.

Интересно отметить, что бактерии, возбудители лепры (*Mycobacterium leprae*) на ранних стадиях инфекции “предпочитают” поражать шванновские клетки, в результате последние перепрограммируются (за счёт отключения генов, экспрессирующихся в дифференцированных шванновских клетках) в незрелые клетки, похожие на стволовые клетки костного мозга. При этом в “индуцированных” микобактерией клетках включаются гены, связанные с ранними стадиями развития глиальных клеток (см. **Лепра**).

\*\*Оказалось, что определённые малые ядерные РНК (микро-РНК, например, miR-302, miR-372) можно использовать для репрограммирования фибробластов человека в индуцированные плюрипотентные стволовые клетки. Поэтому при новых подходах получения индуцированных стволовых клеток исследователи добиваются сверхэкспрессии в них определённого кластера микро-РНК.

\*\*\*В марте 2013 г. в Японии уже начались клинические испытания плюрипотентных индуцированных стволовых клеток для лечения возрастной *макулодистрофии* (дегенерации пигментного эпителия сетчатки).

**Стволовые клетки дефинитивных тканей.** От лат. definitivus – *окончательный, определённый*. Стволовые клетки, сохраняющиеся в отдельных тканях взрослого организма (регионарные (региональные) клетки) и обладающие дифференцировочными потенциями в пределах определённой ткани. Синонимы – *стволовые клетки взрослых* (англ. *adult stem cells*), *регионарные стволовые клетки* (РСК).

**Стволовые клетки костного мозга (СКК).** Понятие, объединяющее две различные группы стволовых клеток красного кроветворного мозга. Одну составляет популяция гемопоэтических (кредетворных) стволовых клеток (ГСК), а другую – мультипотентные мезенхимные (мезенхимальные) стромальные клетки (ММСК). Последние представляют собой гетерогенную популяцию фибробластоподобных клеток стромы костного мозга, способные к дифференцировке в любые клетки мезенхимного происхождения, такие как адипоциты, остеоциты и хондроциты. Показано, что при определённых условиях *in vitro* эти клетки также способны превращаться в клетки эктодермального и энтодермального фенотипов.

**Стволовые клетки пуповинной крови.** Стволовые клетки, которые выделяют из крови, содержащейся в сосудах пупочного канатика после рождения ребёнка.

**Стволовые опухолевые (раковые) клетки.** Долгое время считалось, что все раковые клетки обладают одинаковым пролиферативным потенциалом и несут равную ответственность за развитие онкологического заболевания. В настоящее время стало ясно, что во многих опухолях такими свойствами обладают лишь немногие родоначальные малодифференцированные клетки, которые по аналогии с обычными стволовыми клетками, обладающими неограниченным пролиферативным потенциалом и способностью давать начало другим типам клеток, были названы *стволовыми клетками опухоли* (СОК). СОК обладают способностью к самоподдержанию\* и самообновлению путём деления без дифференцировки, а их потомки могут аномально дифференцироваться в различных направлениях, обуславливая гетерогенность растущей опухоли, а также приводить к развитию злокачественных клеточных популяций. СОК характерны для лейкозов и многих солидных опухолей. Недавно были обнаружены стволовые опухолевые клетки, которые под влиянием химиотерапевтических препаратов становятся в тысячи раз более агрессивными, т. е. резко повышают свою туморогенность. Синоним (англ. эквивалент) – *Cancer stem cells*.

\*Могут находиться в течение длительного времени в состоянии пролиферативного покоя (персистировать), в результате чего обладают резистентностью к цитостатическим препаратам.

**Стволовые эмбриональные клетки.** Не совсем строгий термин, обозначающий клетки, которые получают из эмбрионов, находящихся на ранних стадиях развития (клетки бластоцисты\*). Эти клетки относятся к наиболее универсальным, или *тотипотентным* клеткам, обладающим способностью давать начало клеткам всех типов в организме\*\* (у человека около 240 типов дифференцированных клеток). Различают *стволовые клетки исследовательского класса* и *стволовые клетки клинического класса*. Последние отличаются тем, что в процессе их выращивания отсутствуют стадии, на которых эмбриональный материал развивается в присутствии животных клеток\*\*\*. Линии таких эмбриональных стволовых клеток называют “сверхчистыми”. Из таких клеток можно выращивать нервные и мышечные клетки, пригодные для трансплантации с целью замещения поражённых тканей (спинной мозг или сердечная мышца) (см. **Тотипотентные стволовые клетки, Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**). Синоним – *ES-клетки (ESCs)*.

\*Иначе, бластодермальный (зародышевый) пузырь. На этой стадии развития зародыш перемещается по яйцеводу в полость матки. Отличается от бластулы животных дифференцировкой групп клеток на *зародышевый узелок* и *трофобласт*. Из зародышевого узелка (иначе, ВКМ – внутренней клеточной массы) и получают эмбриональные стволовые клетки.

\*\*Клетки, способные давать начало клеткам, возникающим из трёх типов зародышевых листков.

\*\*\*Дело в том, что такие стволовые клетки не способны к самоподдержанию и воспроизведению в каждом раунде деления и им требуются “поддерживающие” или *фидерные* клетки.

**Стволовые эмбриональные клетки человека, полученные методом клонирования.** В 2013 г. в майском номере журнала Cell были опубликованы результаты работы по получению эмбриональных стволовых клеток человека путём переноса ядра из соматической (взрослой) клетки\* в энуклеированную яйцеклетку с последующим её развитием до стадии бластоцисты, из которой и были получены стволовые клетки. Такая методика носит название “*терапевтическое клонирование*” и позволяет получать эмбриональные стволовые клетки, идентичные клеткам пациента, нуждающегося в каких-либо специализированных клетках (кардиомиоцитах, клетках кожи, нейронах и т.д.) для заместительной терапии. Поскольку сам пациент является донором соматических клеток, стволовые клетки, полученные таким способом, иммунологически идентичны его тканям. Оригинальность методики заключалась в применении кофеина, сдерживающего развитие яйцеклетки до тех пор, пока в ней не будет произведена замена ядер (см. **Терапевтическое клонирование**).

\*В работе использовали клетки кожи мальчика с генетическим заболеванием.

**Стеатит.** От англ. steatite – *жировик* (а также, “мыльный камень”) < греч. steatos (stear) – *сало, жир* (см. **Липома**).

**Стеатоз.** От греч. steatos (stear) – *сало, жир* и -osis – *состояние*. Жировая дегенерация (ожирение), например, стеатоз печени при диабете II-типа, обычно сопровождающийся общим ожирением организма, спровоцированным постоянным поступлением жира из печени (при избыточном питании и, соответственно, избыточным поступлением глюкозы в кровь из пищеварительного тракта).

**Стеаторея (стеаторрея).** От греч. steatos (stear) – *сало, жир* и rheo – *теку, истекаю*. Жирный стул. Выделение большого количества жира (липидов и жирорастворимых витаминов) с фекалиями. Стеаторея характерна для синдрома мальабсорбции, нетропического спру, а также для заболеваний поджелудочной железы.

**Стейронотия.** От греч. stero – *лишать, отнимать* (steroiimai – *лишаться*), лат. nota – *знак* и -ia – *условия*. Безусловная стерильность. Обычно ей соответствует гонадная стерильность (см. **Токонотия**).

**Стекинг.** От англ. stacking – *складывание в кучу* < stack – *стог, скирда*. Метод, применяемый для фотографической съёмки мелких биологических объектов, например, насекомых, клещей и т. д. Основан на послыном фотографировании, когда объект снимается много раз с постепенным сдвигом зоны фокусирования, а конечный снимок воссоздаётся с помощью специальной компьютерной программы.

**Стела.** От греч. stēlē – *столб*. Центральный осевой цилиндр, представляющий собой совокупность проводящих структур осевых органов растений, ассоциированных с паренхимой. Синоним – *стель* (см. **Стель**).

**Стеллатные клетки.** От греч. stēlē – *столб*. “Столбчатые клетки” печени. Продуцируют коллаген и фибронектин, а также гликопротеины, накопление которых в печени приводит к разрастанию нефункциональной соединительной ткани. Явление, характерное для цирроза печени (см. **Фиброз**).

**Стель.** От греч. stēlē – *столб*. Центральный (осевой) цилиндр проводящей системы стебля или корня у высших растений, состоящий из *перицикла, ксилемы, флоэмы* и радиальных прослоек *паренхимы*. Синоним – *стела*.

**Стеммы.** От лат. stemma – *гирлянда*. 1. Органы зрения (латеральные, относительно просто устроенные глазки малых размеров) у большинства многоножек. 2. Дополнительные простые глазки (аналоги одиночных фасеток) у личинок некоторых видов насекомых с полным превращением, а также у некоторых имаго, располагающиеся обычно по 6 пар по бокам головы (на самом деле может быть от одного до тридцати глазков). При метаморфозе атрофируются и замещаются фасеточными глазами (см. **Оцелли**).

**Стенобионты.** От греч. stenos – *узкий* и biontos – *живущий* (bios – *жизнь*). Общий термин, обозначающий организмы, способные обитать только в условиях, характеризующихся устойчивым постоянством какого-либо фактора (или группы взаимодействующих факторов) среды. К стенобионтам относятся обитатели пещер, морских глубин, многие паразиты и симбионты, способные существовать только за счёт одного вида хозяев. Стенобионтность характеризуется ограниченностью распространения вида, узостью его ареала обитания (см. **Стенохор**, **Эврибионты**). Синоним – *стенойкные организмы* (*стенойкия*, где греч. stenos – *узкий*, oikos – *дом, жилище* и -ia – *условия*).

**Стеноз.** От греч. stenos – *узкий, тесный, сжатый*. Сужение просвета трубчатых органов, затрудняющее по ним передвижение содержимого. Например, *стеноз* коронарных сосудов (кардиостеноз, или стенокардия), *стеноз* пищевода.

**Стенозированный.** От греч. stenos – *узкий, тесный*. Суженный, например, стенозированный венечный сосуд.

**Стенокардия.** От греч. stenos – *узкий, тесный* и kardia – *сердце*. Заболевание сердца, обусловленное сужением просвета коронарных (венечных) сосудов в результате кардисклероза (атеросклероза), проявляющееся в виде болевых приступов в области сердца (за грудиной или под лопаткой, иногда с иррадиацией в левую руку) при физических нагрузках или эмоциональных стрессах. Устаревшее название стенокардии – “*грудная жаба*” или *ангина* (удушьё).

**Стеноспермокарпия.** От греч. *stenos* – *узкий, тесный*, *spermatos* (*sperma*) – *семя* и *karpos* – *плод*. Феномен образования бессемянных плодов, обусловленный гибелью семян после оплодотворения.

**Стенотермность.** От греч. *stenos* – *узкий, тесный* и *terme* – *жар, тепло* (*thermos* – *тёплый, горячий*). Способность организма жить только в условиях с относительно постоянной температурой внешней среды. Организм, устойчивый только к небольшим колебаниям температуры называется *стенотермным* (термин применим к бактериям, теплолюбивым растениям).

**Стенотермные виды.** От греч. *stenos* – *узкий, тесный* и *terme* – *жар, тепло*. Виды организмов, переносящие только ограниченные колебания температуры. Подразделяются на стенотермные термофилы (приспособлены к высоким температурам) и микротермные (стенотермные холодовыносливые, или стенотермные психрофильные\*), которые приспособлены к низким температурам\*\*.

\*От греч. *psychria* – *холод*.

\*\*У насекомых, устойчивых к холоду, в теле скапливаются значительные количества глицерина, играющего роль антифриза (например, в тканях наездника *Bracon cephi* из Канады, выносящего мороз до  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , глицерин составляет 25 % от живого веса), а у трески, обитающей в водах, омывающих полуостров Лабрадор, скапливается триметиламин, который играет ту же роль, что и глицерин у насекомых.

**Стенохор.** От греч. *stenos* – *узкий, тесный* и *choros* – *место*. Организм с узким географическим местообитанием (ареалом).

**Стенохорные виды.** От греч. *stenos* – *узкий, тесный* и *choros* – *место*. Виды, привязанные к одному местообитанию. Синоним – *стенотопные* виды.

**Стеноценоз.** От греч. *stenos* – *узкий* и *koinos* – *общий*. Сообщество организмов с узким географическим ареалом.

**Стеноэк.** От греч. *stenos* – *узкий, тесный* и экология. Организм, способный жить только в очень узких пределах изменчивости факторов окружающей среды (см. **Эвриэк**).

**Стереоизомеры.** От греч. *stereos* – *пространственный*, *isos* – *равный* и *meros* – *часть*. Молекулы одного химического вещества, имеющие одинаковые структурные формулы, но разное расположение в пространстве химических групп, связанных с одним атомом. Стереоизомеры по-разному вращают поляризованный свет (D- и L-формы) и по-разному ведут себя в ферментативных реакциях.

**Стереом.** От греч. *steros* – *твёрдый, плотный* и суффикса *ом* (*om*), обозначающего *совокупность*. Совокупная система механических тканей организма.

**Стереоцилии.** От греч. *stereos* – *пространственный* и лат. *cilia* – *реснички* (ресницы). Специализированные поверхностные образования – подвижные выросты клеточной поверхности, содержащие актино-миозиновые пучки.

**Стеригмы.** От греч. *sterigma* – *подпорка, опора*. В микологии – небольшие тонкие выросты базидии, на которых обычно располагаются базиспоры (конидии), точнее, отпочковываются от конца стеригмы. Стеригмы способствуют выталкиванию спор (см. **Конидии**).

**Стерилизация.** От лат. *sterilis* – *бесплодный*. 1. В микробиологии – полное освобождение (уничтожение) от микроорганизмов. Проводится с помощью воздействия высоких температур\* (кипячение, автоклавирование, пропаривание), химических агентов, ионизирующего излучения\*\*. Синоним – *обеззараживание*. 2. В медицине, ветеринарии – лишение способности к оплодотворению или плодоношению. Может проводиться хирургическим путём (перевязка маточных труб, семенных канатиков) или с помощью химических соединений (гормональная стерилизация). Синоним – *обеспложивание*.

\*В отличие от стерилизации пастеризация проводится при менее высоких температурах (до 100 °С). Так пастеризация молока обеспечивается быстрым нагреванием до 60 °С.

\*\*Для стерилизации воздуха в “чистых помещениях” (лабораторные боксы, операционные, больничные палаты и др.), а также для других целей используется УФ-излучение длиной 253,7 нм, генерируемое ртутными источниками (лампами) низкого давления.

**Стерический.** От греч. *stereos* – *пространственный*. Термин, относящийся к расположению в пространстве атомов, входящих в состав молекулы. Синоним – *стереохимический*.

**Стерины.** От греч. *steros* – *твёрдый*. Органические вещества, содержащиеся в живых организмах (растениях, грибах и животных) в свободном состоянии или в виде сложных эфиров с жирными кислотами. К стеринам относятся *холестерин* животных и *эргостерин*, *стигмастерин*, *β-ситостерин* растений (см. **Стероиды, Холестерин**).

**Стеринэстераза.** От греч. *steros* – *твёрдый*, *aither* – *эфир* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент секрета поджелудочной железы, гидролизующий эфиры холестерина. Синоним – *холестеринэстераза*.

**Стерниты.** От лат. *sternum* – *грудина* (*sternon* – *грудь*). 1. Анатомические структуры у насекомых – брюшные полукольца (брюшные щитки члеников – сегментов туловища). На границе *склеритов* и *плейритов*, сросшихся и образующих сегменты туловища у насекомых, прикрепляется пара ног. 2. Вентральные (брюшные) пластинки – *склериты* у членистоногих (см. **Склериты, Тергиты, Плейриты**). 3. Отравляющие вещества, раздражающие верхние дыхательные пути.

**Стерnum.** От лат. *sternum* – *грудина*. В анатомии позвоночных грудная плоская кость (грудина), с которой спереди соединены истинные рёбра (лат. *verae costa*).

**Стероиды.** От греч. *steros* – *твёрдый* и *eidos* – *сходство, вид* (*похожий, подобный*). Органические соединения – производные тетрациклической структуры, имеющие четыре сочленённых кольца – три

шестиатомных (фенантреновое ядро) и одно – пятиатомное (циклопентановое). Относятся к группе циклических изопреноидов – тритерпенов. В природе существуют тысячи стероидов, являющихся производными *стеринов* (см. **Холестерин**); многие из них обладают выраженной биологической активностью, например, половые гормоны (андрогенные стероиды, в том числе анаболические стероиды), адренкортикостероиды, гормоны линьки членистоногих – *экдизоны*, а также витамины D. Рецепторы стероидных гормонов, называемые *акцепторами*, локализуются в ядре и относятся к кислым хроматиновым белкам. В организме человека присутствуют шесть стероидных гормонов: *альдостерон*, *кальцитриол*, *кортизол*, *прогестерон*, *тестостерон* и *эстрадиол*.

Некоторые растительные стероиды используются как контрацептивы, а стероиды-контаминанты внешней среды негативно влияют на развитие самцов у рыб и других животных, а также сперматогенез у человека.

**Стеркобилин.** От лат. *stercus* – *навоз, помёт* (кал) и *bilis* – *желчь*. Пигмент, окрашивающий каловые массы в коричневый цвет.

**Стеробластула.** От греч. *steros* – *твёрдый, плотный* и *blastos* – *росток*. Бластула, в которой полностью отсутствует *бластоцель* (первичная полость). Образуется в результате спирального дробления и характерна для зародышевого развития некоторых губок, кишечнополостных, червей, моллюсков и членистоногих.

**Стигма.** От греч. *stigma* (*stigmatos*) – *пятно, метка, знак, рубец*. 1. В ботанике, у покрытосеменных растений, *стигма* – рыльце пестика – папилоформный (сосочковидный), вязкий и клейкий его выступ. Другими словами, верхняя часть пестика, воспринимающая пыльцу и расположенная на верхушке *стилодия*. Стигмы в виде “ножек” также удерживают споры в плодовом теле у шляпочных грибов. 2. В зоологии этот термин, обозначает несколько образований у животных: 1. Светочувствительный глазок (пятно) у одноклеточных жгутиковых. 2. Дыхальца (отверстия трахеи) – органа дыхания у членистоногих, например, у клещей. 3. Жаберное отверстие в глотке кишечнополостных животных асцидий.

**Стилодий.** От лат. *stylodium* < греч. *stylos* – *колонна, столб* и *eidos* – *сходство, вид*. Часть пестика (плодолистика), расположенная между завязью и рыльцем.

**Стилоспоры.** От греч. *stylos* – *колонна, столб* и *spora* – *семя, сев*. Органы бесполого размножения лишайников, развивающиеся в пикнидиях. Имеют бо'льшие размеры, чем пикноконидии (до 100 мкм в длину), и состоят из двух и более клеток (см. **Пикнидии**, **Пикноконидии**).

**Стимулон.** От лат. *stimulus* – *остроконечная палка, которой можно уколоть* (римляне “стимулами” погоняли скот) и греч. *on* (*om*) – *множество*. Термин из области изучения процессов регуляции у прокариот. Пока не имеет точной “наполненности” конкретным

содержанием, но удобен для описания феномена клеточного ответа, обусловленного координированной экспрессией множества генов. Стимулон обозначает всю совокупность оперонов, совместно реагирующих на определённый внешний стимул. Так у цианобактерий процесс дифференцировки гетероцист, начинающийся при недостатке в среде связанного азота, обеспечивается большой совокупностью (> 1000) специфически экспрессирующихся генов, составляющих *стимулон* (см. **Гетероцисты, Оперон, Регулон, Модулон**).

**Столбик.** Часть завязи, обеспечивающая проведение и трофику (питание) пыльцевой трубки. Синонимы – англ. *style*, греч. *stylos*.

**Столбнячный токсин (СТ).** Высокомолекулярный белок экзонейротоксин, продуцируемый анаэробной столбнячной бациллой (*Bacillus tetani*, или *Clostridium tetani*) (кодируется плазмидой) и обладающий нейропаралитическим действием на организм позвоночных животных. Состоит из двух полипептидных цепей, при этом его лёгкая цепь (L-цепь) обладает протеолитической активностью и разрушает сигнальные белки – *синтаксин* и *синаптобrevин*, необходимые для передачи сигнала между нейронами (препятствует выбросу ингибирующих нейротрансмиттеров *глицина* и ГАМК). В результате СТ блокирует выход нейромедиаторов в двигательных клетках ЦНС, что и приводит к развитию столбняка, представляющего собой *спастический* (судорожный) паралич. Бациллы образуют токсин в зоне периферической раны, откуда он аксональным путём ретроградно (или с кровью) попадает в нейроны передних рогов спинного мозга. Клиническими признаками столбняка являются *тризм* и *опистотонус* – дугообразный выгиб спины, вследствие спазма мышц разгибателей спины (см. **Тризм, Белки слияния, Ботулинический нейротоксин (БНТ)**). Синоним – *тетаноспазмин* (см. **Тетаноспазмин**).

**Столоны.** От лат. *stolonis* – *корневой побег*. Метаморфозы боковых побегов, с помощью которых осуществляется вегетативное размножение. Различают надземные и подземные столоны. Например, у картофеля на подземных столонах образуются клубни, а у земляники надземные столоны формируют “усы” или “плети” (см. **Ризом, Каудекс**).

**Стомодеум.** От греч. *stoma* – *рот* и лат. *deum* – *божество*. Эмбриональная структура, дающая будущую переднюю кишку.

**Стоматит.** От греч. *stoma* (*stomatos*) – *рот* и суффикса “ит”, казывающего на воспаление. Воспаление слизистой оболочки рта.

**Страбизм.** От греч. *strabismos* – *косоглазие*. Косогласие – нарушение параллельности зрительных осей обоих глаз; заболевание с нечётким генетическим механизмом. Синоним – *гетеротропия* (англ. *a squinting*).

**Стратификация.** От англ. *stratification* – *напластование, залегание* (в геологии) < лат. *stratum* – *слой, настил*. 1. Вертикальное распределение по слоям, ярусам или группам. 2. В фитоценологии, *ярусность*. 3. В биометрии, расслоение выборки.

**Стратифицированный эпителий.** От лат. stratum – *слой, настил* и facere – *делать*. Многослойный эпителий.

**Страты.** От лат. strata – *мощёная улица, мостовая, настил*. Группы организмов, относящихся к разным вертикальным уровням обитания в одном биотопе.

**Стратоценоз.** От лат. stratum – *настил, подстилка, слой* и греч. koinos – *общий*. Сообщество организмов, занимающее единицу вертикального распределения – *ярус* (пласт, слой).

**Стрекательные клетки.** От старославянского слова “стрекать” – *прыгать, скакать*. Такие клетки имеются, например, у жгучей крапивы. Они покрыты ломкими волосками, ранящими при соприкосновении кожу. Содержат медиатор воспаления – гистамин и сильный токсин – муравьиную кислоту, которые вызывают появление на коже уртикальной сыпи – крапивницы (см. **Уртикальная сыпь**). У гидроидных полипов (гидра) различают три типа стрекательных клеток: *пенетранты*, *глютинанты* и *вольвенцы*.

**“Стрела любви”.** Для гермафродитов земляных улиток характерен странный ритуал любви. Во время ухаживания одна из особей в паре протыкает тело другой стилетом, получившим название “стрелы любви”. Бывает, что “стрела любви” остаётся в теле улитки. После взаимного оплодотворения созревшие яйца (10–20 шт.) улитка откладывает через отверстие в “голове”.

**Стренд.** От англ. strand – *стренга, прядь, нить*. Полимерная цепь молекулы. Например, бета-стренд ( $\beta$ -стренд) – фрагмент полипептидной цепи в молекуле белка, представленный бета-складчатой структурой.

**Стрептодорназа.** Буквально, стрептококковая дезоксирибонуклеаза (ДНаза). Нуклеаза, выделяемая из стрептококков. Разрушает ДНК в некротических тканях и экссудатах. Используется, наряду со стрептокиназой, в гнойной хирургии для усиления процесса дренирования пиогенных образований.

**Стрептозацин.** Химическое соединение, обладающее диабетогенным действием (разрушает бета-клетки островков Лангерганса в поджелудочной железе) (см. **Аллоксан**).

**Стрептокиназа.** От греч. streptos – *цепочка* (плетёная), kina – *движение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Литическая киназа (лизокиназа) – экстрацеллюлярный фермент гемолитического стрептококка (*Streptococcus haemolyticus\**, откуда и произошло название). Относится к группе гемолизинов – активаторов пламиногена (образует плазмин). Эффективно лизирует сгустки, тромбы и эмболы (обладает фибринолитическим действием, т. е. растворяет фибриновые волокна), поэтому используется в клинической практике для лечения тромбозов, особенно в коронарных сосудах при инфаркте. Синоним – *фибринолизин*.

\*Другое название,  *$\beta$ -стрептококк* (вызывает прозрачную зону гемолиза вокруг колонии при культивировании на кровяном агаре).

**Стрептококки (Streptococcus).** От греч. streptos – *цепочка* (плетёная) и kokkos – *зерно* (яйцо). Шаровидные неподвижные, грамположительные бактерии, организованные в цепочки, состоящие из отдельных клеток (скреплены друг с другом мукоидным веществом клеточных стенок). Не образуют каталазу (каталазоотрицательные). Большинство стрептококков относится к нормальной микрофлоре кожи, полости рта, глотки и кишечника человека, но при попадании в кровь и ткани вызывают инфекцию. Патогенные стрептококки (например, стрептококк А)\* вызывают широкий спектр заболеваний, включая фарингит, скарлатину, синусит, импетиго, сепсис, менингит (новорождённых), эндокардит\*\* и др. Стрептококки могут активировать Т-лимфоциты, способствуя развитию воспалительных процессов. Некоторые виды стрептококков (гемолитические стрептококки) – продуценты *стрептокиназы* и *стрептолизин*ов, эффективно разрушающих тромбы. К сожалению, эти штаммы в результате применения антибиотиков практически исчезли из человеческой популяции. Типичные представители стрептококков – *Str. pyogenes*, *Str. pneumoniae* (см. **Пневмококки**).

\*Существуют более 120 штаммов стрептококка А, несущих различные варианты гена, кодирующего поверхностный мембранный М-белок.

\*\*Некоторые белки, входящие в состав сердечных клапанов, антигенно похожи на белки бактерий, и иммунная система, ошибаясь, атакует не только стрептококки, но и сердце организма-хозяина.

**Стрептолидигины.** Антибиотики, подавляющие процесс элонгации транскрипции в бактериях (ингибиторы бактериальной РНК-полимеразы).

**Стрептолизины.** От греч. streptos – *цепочка* и lysis – *растворение*. Токсины стрептококков, обладающие гемолизиновой активностью (активируют плазминоген и приводят к растворению тромбов, или лизису фибрина). Различают стрептолизин О (кислород-лабильный) и стрептолизин S (кислород-устойчивый).

**Стрептомицеты (Streptomycetaceae).** От греч. streptos – *цепочка* (плетёная) и mykes – *гриб*. Семейство, главным образом, почвенных актиномицетов, имеющих выраженный субстратный или воздушный мицелий. Относятся к грамположительным аэробам, размножающимся воздушными спорами. Продуценты таких антибиотиков, как стрептомицин и эритромицин.

**Стрептомицин.** От греч. streptos – *цепочка* и mykes – *гриб*. Аминогликозидный антибиотик\*, полученный из почвенной бактерии *Streptomyces (Actinomyces)\*\* griseus*, а также из почвенного лучистого грибка *Actinomyces globisporus streptomycini* (откуда и произведено название). Представляет собой соединение азотистого основания *стрептидина* с азотсодержащим дисахаридом *стрептобиозамином*. Специфически связывается с бактериальной рибосомой (30S субъединицей) и подавляет биосинтез белка. Широко применялся для

лечения некоторых форм туберкулёза и туберкулёзного менингита, а также для борьбы с грамотрицательными бактериями (см. **Аминогликозиды, Гликозиды**).

\*Стрептомицин стал известен миру в 1944 г., а открыт был в 1941–1943 гг. эмигрантом из Европы, американским микробиологом, специалистом по почвенным актиномицетам, Зельманом Я. Ваксманом (Waksman, 1888–1973), получившим Нобелевскую премию в 1952 г.. Ваксман первоначально открыл антибиотик *актиномицин*, который не стал лекарством из-за высокой токсичности (см. **Актиномицин D**).

\*\*Переименование сделано Ваксманом в 1943 г.

**Стресс.** От англ. stress – *напряжение*. Состояние, возникающее у человека или животного под влиянием любых сильных воздействий\* (неблагоприятных стрессогенных факторов – *стрессоров*) и сопровождающееся перестройкой защитных сил организма. Концепция стресса была разработана канадским физиологом Гансом Селье и получила название “*неспецифический адаптационный синдром*”, который развивается по определённой схеме, состоящей из трёх стадий. Первая стадия стресса – “реакция тревоги” – время мобилизации всех защитных сил организма. Вторая стадия – стадия адаптации (стадия резистентности). И, наконец, третья стадия – стадия истощения, если стресс продолжается. Такой стресс вызывает болезнь, но и сама болезнь также вызывает стресс. Под действием стресса происходят нейрохимические изменения в ЦНС\*\*, как в глубинных её структурах, таких как *гипоталамус, базальные ядра, стриатум, миндалина, ствольная часть мозга*, так и в префронтальной области коры головного мозга, в результате которых последняя утрачивает свой контроль за этими архаичными структурами мозга (см. **Префронтальная кора**). С эволюционной точки зрения, главной причиной стресса можно считать постоянную необходимость организма в адаптации, а по Гансу Селье “*адаптационная энергия всех живых существ есть величина конечная*”.

\*Под сильными воздействиями следует понимать и резкое “уплотнение” времени, когда происходит слишком много событий, на которые организм должен реагировать, а физиологические процессы, протекающие в нём, не успевают за темпом внешних изменений.

\*\*В результате повышения уровня стрессовых гормонов и нейротрансмиттеров, таких как катехоламины и кортизол, нейроэпинефрин и дофамин миндалина вводит ЦНС в состояние готовности к встрече с опасностью, но у человека выключает также “высший командный пункт” – префронтальную кору. В результате на фоне стресса “зашкаливают” эмоции, появляется компульсивность и возникает физический, и интеллектуальный ступор. При длительном воздействии стресса у человека может развиваться ряд заболеваний, таких как неврозы, артериальная гипертензия, гастрит, колит и т. п. На мышцах обнаружено, что при хроническом стрессе, длящемся дни или недели, дендриты принимающих нейронов миндалины увеличивается в размерах, а дендриты

принимаящих нейронов в префронтальной коре, напротив, уменьшаются. У человека также было обнаружено сокращение объёма серого вещества после длительного и сильного стресса. Наконец, получены многочисленные экспериментальные свидетельства на животных в пользу представлений о прямой взаимосвязи стресса и иммунной системы, активность которой на фоне стресса резко снижается. Ещё в 1991 г. в журнале “New England Journal of Medicine” была опубликована работа, согласно результатам которой более высокий уровень стресса приводит к большей вероятности возникновения инфекционного заболевания у человека (см. **Кортизол, Глюкокортикоиды**). Наконец, следует отметить, что стресс служит регулятором численности популяций, поскольку он блокирует репродуктивные функции.

**“Стресс-фибриллы”.** От англ. stress – *напряжение* и лат. fibrilla – *волокно*. Цитоскелетные пучки микрофиламентов (фибрилл, содержащих актин и миозин II), локализованные под плазматической мембраной покоящихся клеток; имеют структуру двойной спирали и декорированы миозиновым фрагментом S-1. Закрепляются на плазматической мембране с помощью фокальных контактов, вызывающих при сокращении напряжение на коллагеновых волокнах внеклеточного матрикса. Исчезают при увеличении клеточной подвижности, а также в клетках, трансформированных вирусами или химическими канцерогенами. Синонимы – *напряженные нити* или “*стрессовые фибриллы*”.

**Стреч-рецепторы.** От англ. stretch – *вытягивание, растягивание*. Лёгочные рецепторы, чувствительные к растяжению альвеол, связанному с созданием положительного давления. Эти рецепторы эффективно подавляются\* анестетиком –  $\gamma$ -оксибутиратом натрия (ГОМК – гаммаоксимасляной кислотой).

\*В клинической практике их блокируют при искусственной вентиляции лёгких (при использовании аппарата искусственного дыхания – “лёгочного протеза”), поскольку при таком типе дыхания грудное давление оказывается противоположным тому, которое наблюдается при естественном (спонтанном) типе дыхания.

**Стриатум.** От лат. striae (англ. stria) – *полоска, черта, бороздка*. Древняя анатомическая подкорковая структура головного мозга (“*полосатое тело*”)\*, к которой относятся скорлупа, хвостатое ядро и “бледный шар” (см. **Паллидум**). Представляет собой одну из зон базальных ганглиев. Длинные тела стриарных клеток, образующих эту структуру, покрывают от 10 до 30 тысяч шиповидных отростков, поэтому их ещё называют *шиповидными нейронами*. На одном стриарном нейроне замыкаются тысячи других нейронов (главным образом, корковых нейронов). Считается, что *стриатум* через анатомическую цепь *кора – стриатум – таламус – кора* вовлечён в биологические механизмы отсчёта времени, а нейроны стриатума являются так называемыми “таймерами интервалов”, позволяющими нам измерять интервалы времени от секунд до нескольких часов. С биохимической точки зрения стриатум относится

к системе подкрепления, регулирующей содержание в мозге дофамина. Синоним – *неостриатум*.

\*Название дано из-за того, что на разрезе появляется полосатая исчерченность, возникающая из-за наличия тонких пучков миелиновых волокон.

**Стридор.** От лат. *stridor* – *шипение, свист, скрип, шум*. Затруднённое шумное дыхание, дыхание с присвистом (дополнительным звуком с музыкальными оттенками), одышка с хрипом при дыхательной обструкции (англ. *wheeze, snoring*).

**Стридуляционный.** От лат. *stridulus (stridulum)* – *шипящий, свистящий, скрипящий*. В энтомологии, например, *стридуляционный гребень*.

**Стрии.** От лат. *striae\** (англ. *stria*) – *полоска, черта, бороздка*. Полосы растяжения на коже, например, стрии, остающиеся у некоторых рожавших женщин на коже живота после беременности.

\*Бог ветра у древних славян носил имя *Стрибог*, а ветер они называли “стри”. От этого корня образованы такие слова, как *стрела, стрежень реки, встреча, отринуть, рыскать*, т. е. слова, означающие движение.

**Стрик.** От нем. *Strich* – *полоска, черта*. Вирусное заболевание томатов, выражающееся образованием коричнево-бурых пятен на растении.

**Стриктор.** От лат. *strictus* – *узкий, тесный, сжатый*. Буквально, “сжиматель”, например, кольцевая мышца сжиматель. Синоним – *констриктор*.

**Стриктур.** От лат. *strictura* – *сжатие, сдавливание*. Сужение просвета трубчатых органов. Синоним – *коарктация*.

**Стрихнин.** От греч. *strychnos* – “*рвотный орешек*”. Алкалоид из южноамериканской лианы рода *стрихнос* (сем. логаниевых), которую также называют *чилибухой*. Стрихнин относится к природным *аналептикам* – оказывает сильное возбуждающее действие на ЦНС (см. **Аналептики**). Чилибуха содержит также *курантины*. Из других разновидностей добывают яд *кураре* – сгущённые экстракты чилибухи, получаемые при выпаривании отваров коры ядовитой лианы.

**Стробила.** От греч. *strobos* – *кружение, вихрь*. Цепочка проглоттид, образующая тело ленточного червя (см. **Проглоттида**).

**Стробилы.** От греч. *strobilos* – *шишка* (сосновая или еловая). Видоизменённый укороченный побег, несущий специализированные листья – *спорофиллы* (спорофиллы, собранные на концевых участках веточек), на которых развиваются *спорангии*. Орган размножения высших растений (хвощей, плаунов, голосеменных и покрытосеменных растений). Разновидности стробил – шишки хвойных и цветки покрытосеменных растений.

**Стробиляция.** От греч. *strobos* – *кружение, вихрь*. Процесс бесполого размножения сцифостомы, при котором в теле сцифоидного

полипа последовательно образуются поперечные перетяжки, делящие тело сцифостомы по продольной оси на отдельные диски, соединённые центральным стволком. Диски постепенно отделяются и становятся *эфирами* (см. **Сцифостома**, **Эфиры**).

**Строгий контроль репликации.** Репликация однокопийных плазмид, строго согласованная с репликацией кольцевой нуклеоидной ДНК бактерии (бактериальной “хромосомы”).

**Строгий ответ.** Термин, обозначающий способность бактерий прекращать синтез тРНК и образование рибосом при голодании.

**Строма.** От греч. *stroma* (*stromatos*) – *подстилка, подкладка, основа, остов*. Соединительнотканная основа органов животных (неоформленная соединительная ткань), состоящая из фибриллярных белков (коллагенов, фибронектина), хондроитинсульфата и гепарансульфата (гепарина). В строме располагаются кровеносные сосуды и нервы, принадлежащие органу.

**Стромальные клетки.** От греч. *stroma* – *подстилка, подкладка*.  
1. Термин, объединяющий всю совокупность клеток соединительнотканной природы, таких как фибробласты\*, адипоциты, ретикулярные клетки, формирующих *строму* (основу, поддерживающий каркас) кроветворных органов (кроветворного красного мозга) и создающих микроокружение для стволовых клеток. Стромальные клетки обеспечивают молекулярно-клеточную сигнализацию, поддерживающую существование и дифференцировку самообновляющихся популяций кроветворных стволовых клеток. 2. Собственно соединительнотканнные клетки в любых паренхиматозных и трубчатых (или имеющих полости) органах, образующие их механический (опорный) каркас.

\*В тимусе стромальные клетки имеют эпителиальное происхождение.

**Строматолиты.** От греч. *stromatos* (*stroma*) – *подстилка* и *lithos* – *камень* (образно, “каменный ковёр”). Известковые и доломитовые караваевидные образования на дне морских и пресноводных водоёмов, которые образовались как отложения, сформированные голубовато-зелёными бактериями\* и илом. Ископаемые строматолиты из Шарбея известны ещё с допалеозойских времён (возникли через 1 млрд. лет после образования Земли). Служили первыми источниками свободного кислорода на планете, который в течение первых полутора миллиардов лет связывался океаническим железом, переходившим в форму гидроокисей, и только затем стал накапливаться в атмосфере. Эти микроорганизмы, связывая CO<sub>2</sub> и способствуя его переходу в карбонаты строматолитов, создали условия\*\* для возникновения глобального оледенения, случившегося ~650 млн. лет назад и продлившегося 25 млн. лет, после которого и появились многоклеточные формы жизни (см. **Экстремофилы**). Отсюда следует, что катастрофические события открывают новые страницы в эволюционной истории Земли (см. **Эволюция**).

\*В настоящее время их называют *цианобактериями*.

\*\*Резкое падение содержания в атмосфере главного парникового газа CO<sub>2</sub>, превращающего солнечный свет в тепло.

**Стромелизины.** От греч. *stroma* – *подстилка* и *lysis* – *распад, растворение*. Класс металлопротеиназ внеклеточного (экстрацеллюлярного) матрикса человека, разрушающих коллагены типа IV, V, IX, X, агрекан, ламинин, желатин, фибронектин и энтактин (нидоген). Протеазы, деградирующие внеклеточный матрикс (ВКМ).

**Строфантин.** От греч. *strophe* – *кружение, обращение* (вокруг) и *anthos* – *цветок*. Гликозид, получаемый из семян ядовитых тропических растений семейства кутровых (*Strophantus*), – деревянистых лиан, реже кустарников. Применяется как сердечный гликозид в кардиологической практике при сердечной недостаточности. Ингибирует Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> АТФазу\*. По химической природе строфантин относится к убаинам (см. **Убаин, Гликозиды**).

\*При изучении ингибирующего действия *строфантина* было установлено, что клетки мозга и почек затрачивают на поддержание работы Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> АТФазы до 75% всего клеточного АТФ.

**Структура типа лассо.** От фр. *lasso* < исп. *lazo* – *петля (скользящая петля из жёсткой верёвки или ремня для ловли животных, аркан)*. Промежуточная структура, возникающая в процессе сплайсинга пре-мРНК, в которой формируется “петля”, замкнутая 2'–5' связью, и “хвост”.

**Струма.** От лат. *struma* (*strumae*) – *оухоль желёз, желвак, нарост, подушкообразное вздутие, зоб*. 1. Опухолевидное разрастание желёз внутренней секреции. 2. Чаще термин применяют для обозначения *зоба* – хронического увеличения щитовидной железы. Синонимы – фр. *goiter*, англ. *goitre* – *зоб*, лат. *gutter* – *горло*.

**Струмэктомия.** От лат. *strumae* – *струма, зоб* и греч. *ektos* – *наружный* и “*tome*” – *рассекаю*. Оперативное рассечение щитовидной железы.

**Ступор.** От лат. *stupor* – *оцепенение*. Состояние угнетения ЦНС, выражающееся в полном обездвиживании. Особая разновидность ночных кошмаров у взрослых – *сонный ступор* при пробуждении или засыпании, при котором в течение короткого периода времени человек совершенно не может двигаться. Часто такой ступор наступает на фоне ясного сознания. В то же время при этом состоянии могут наблюдаться и пугающие галлюцинации.

**Субансамбли.** От лат. *sub* – *под, близ, подле* и фр. *ensemble* – *совокупность, вместе*. Сложные вирусные структуры, собирающиеся независимо друг от друга при самосборке бактериофагов. К субансамблям относятся головка фага, его хвостовой отросток и хвостовые нити, собирающиеся в строго определённой последовательности. Например, субъединицы хвостового отростка фага Т4 не ассоциируют до тех пор, пока не сформируется базальная пластинка.

**Суберины.** От лат. *suber* – *пробка, пробковое дерево* (пробковый дуб *Quercus suber*). Вещество пробки, окрашивающее кору в коричневый цвет. Относятся к группе адкрустирующих соединений клеточной стенки *перидермы* (откладываются на первичную оболочку в виде слоёв тонких ламелл изнутри клетки путём аппозиции). После образования суберинового слоя клетка отмирает и наполняется воздухом, превращаясь в пробку\*. По химическим свойствам суберины схожи с кутинами. Омыляются в 3 %-ном водном растворе NaOH (см. **Кутины, Спорополленины**).

\*Приспособительное значение опробковения заключается в защите растения от высыхания путём транспирации. Пробка является также превосходным термоизолятором.

**Субиктеричность.** От лат. *sub* – *под, близ, подле* и греч. *ikterikos* – *желтушный, относящийся к желтухе*.

**Субикулум.** От лат. *subicula* – *подставка, подкладка* (англ. *underlayer*), *суппорт*. Анатомическая структура мозга, представляющая собой основание гиппокампа (переходная область между парагиппокампальной извилиной и аммоновым рогом гиппокампа).

**Субитанные яйца.** От лат. (итал.) *subito* – *внезапно, неожиданно* (*subitus* – *внезапный, неожиданный*). 1. Партеногенетические яйца, дающие вновь, иногда уже в теле самки, партеногенетических самок. 2. Летние яйца.

**Субкомпарменты ядра.** От лат. *sub* – *под, ниже* и англ. *compartment* – *отделение, перегородка*. Не ограниченные мембраной, небольшие по объёму дискретные отделы ядра, представляющие собой участки, обладающие специализированными функциями. Ядрышко – это единственный субкомпармент ядра, видимый в световой микроскоп. Остальные обнаруживаются только с помощью иммунофлуоресцентных методов. К ним относятся “спеклы”, тельца Джемини, тельца Кахаля (“спирализованные тельца”), тельца PML, представляющие собой места концентрирования определённых макромолекул. Синоним – *ядерные тельца*.

**Субметацентрик (субметацентрическая хромосома).** От лат. *sub* – *под, ниже*, греч. *meta* – *сверх* и *kentron* – *центр* (англ. *a center*). Хромосома с плечами неодинаковой длины.

**Субордер.** От лат. *sub* – *под, ниже* и нем. *Order* < лат. *ordo* – *порядок*. 1. В ботанике, подпорядок. 2. В зоологии, подотряд (см. **Таксономия**).

**Субстрат.** От лат. *substratum* – *подстилка, подкладка* (где лат. *sub* – *под, ниже* и *stratum* – *слой, настил*) 1. Вещество, на которое воздействует фермент. 2. Предмет или вещество, на котором обитают организмы, а также культивируются клетки или микроорганизмы\*.

\*Где лат. *sub* – *под* и *stratum* – *ложе, постель, слой* (стерно).

**Субстраты апоптоза.** Различные клеточные белки (в основном структурные компоненты клетки), на которые действуют каспазы. В эту группу, в частности, входят: *лаminy* ядерной оболочки, белок цитоскелета

*фодрин*, ассоциированный с мембраной, компонент микрофиламентов *Gas-2* (36 кД) (см. **Gas-гены**), ДНК-зависимая протеинкиназа и белок *PARP* (поли-(АДФ-рибозил)-полимераза), которые ответственны за репарацию ДНК, белки sn-рибонуклеопротеидного комплекса (snRNA-proteins) и др. белки. В то же время каспазы активируют дополнительные компоненты апоптозного комплекса, такие как протеинкина *Cδ*, участвующая в конденсации ядра, предшественник ДНКазы *CAD* (*caspase-activated DNase*), которая вызывает быструю фрагментацию ядерной ДНК (см. **Апоптоз, Инструктивный апоптоз, Каспазы**).

**Субстраты суицидные.** От лат. *sui* – *себя* и *caedere* – *убивать*. Субстратные аналоги, содержащие дополнительную реакционную группу, способную образовывать ковалентную связь с активным центром фермента. В результате происходит неконкурентное ингибирование активности фермента.

**Субстанция чёрная (*substantia nigra*).** Часть базального ганглия, управляющая стриатумом с помощью продукции нейротрансмиттера дофамина.

**Субтеломерные повторы.** От лат. *sub* – *под, ниже* и *теломеры*. Районы хромосом, непосредственно прилегающие к теломерным повторам, похожие на них, но имеющие, в отличие от теломерных повторов, однонуклеотидные замены. Здесь расположены также повторы другого рода, содержащие по 29, 37, 61, 63, 75 и т. д. нуклеотидов, и отличающиеся хромосомоспецифичностью (см. **Теломеры**).

**Субфебрильный.** От лат. *sub* – *под, подле, ниже* и *febris* – *лихорадка* (англ. *a fever*). Патологическое состояние, при котором температура тела выше нормальной. Субфебрильная температура 37,0–37,8 С°.

**Субфорникальный орган** (англ. *organum subfornicale*). От лат. *sub* – *под, подле* и *fornix* – *арка, свод*. Структура, находящаяся в гипоталамусе и участвующая в регуляции водно-солевого обмена. В этом анатомическом образовании у мышей с помощью оптогенетических исследований\* обнаружены два типа нейронов (в которых активен фактор транскрипции ETV-1), возбуждающих чувство жажды (нейроны жажды) или, напротив, подавляющих его, даже тогда, когда организм обезвожен. Другими словами, эти нейроны противоречат друг другу при возбуждении.

\*Метод отслеживания мозговой активности путём наблюдения за отдельными нейронами (за их генетической активностью), предварительно помеченными светочувствительными агентами (молекулами), возбуждаемыми лазером. Облучение, передаваемое по оптоволокну, возбуждает эти молекулы и активирует нейроны.

**Суггестия.** От лат. *suggestio* – *внушение, намёк*. Метод психотерапии, основанный на словесном воздействии на психику человека с лечебной целью. Может проводиться в состоянии бодрствования пациента, или в состоянии гипноза – *гипносуггестия*.

**Судоку.** Лихорадка, сопровождающаяся красно-коричневой сыпью и возникающая после укуса крыс. Вызывается грамотрицательной палочкой *Spirillum minor*, обитающей в ротовой полости грызунов.

**Судор.** От лат. sudor, sudoris – *пот, влага, жидкость* (истечение). Потеря жидкости через кожу, потоотделение (лат. per-spigo, англ. perspiration), пот.

**Сукралоза.** От англ. sucralose – *октакиссахароза\** < sucrose – *тростниковый сахар* (сахароза) < санск. саккара (saccharum) – *сахар*. Сахарозаменитель, получаемый при производстве обычного сахара (химически модифицированная сахароза). Превосходит по сладости в 600 раз сахарозу! (1 крупинка сукралозы заменяет 1 чайную ложку сахарозы). Подобным свойством обладает и гликозид *стевиозид\*\** (в 300 раз слаще сахарозы), который используется в качестве подсластителя пищевых продуктов (для обмана вкусовых рецепторов). Из пищевых сахарозаменителей распространены также *цикламат* и *аспартам*.

\*Гидросульфат октакиссахарозы в комплексе с алюминием (сукралфат) обладает антипепсиновым действием и используется для лечения язвенной болезни двенадцатиперстной кишки.

\*\*Получают из очень сладкого растения *стевию* (*Stevia rebaudiana*).

**Суккуленты.** От лат. succulentus – *сочный*. Мясистые растения различных семейств (более 50-ти семейств) с сочными листьями или стеблями (содержат большое количество слизи, удерживающих воду). К ним относятся, например, такие растения как молодило и другие *толстянки* (семейство толстянковых, иногда их называют “живучками”), агава, алоэ, кактусы, бегония, очиток, а также некоторые молочайные. Растут в засушливых местах и относятся к *ксерофитам*, переживая сухой период за счёт накапливания влаги. В зависимости от того, где запасается вода, различают *листовые суккуленты* или *стеблевые суккуленты* (последние имеют очень причудливые формы и часто внешне похожи на столбы или шары с колючками).

\*Агава цветёт один раз в жизни (живёт 20 лет и после цветения умирает).

**Сукцессии\*.** От лат. successio – *преемственность*.  
1. Последовательная смена одних сообществ живых организмов (биоценозов) другими, происходящая в биотопе (на определённой территории). Другими словами, сукцессия – это процесс закономерного изменения биогеоценоза, вызванный изменением одного или нескольких экологических факторов. Может протекать в прогрессивном или регрессивном направлении. При естественном течении сукцессии заканчиваются формированием устойчивой стадии сообщества – *климаксом\**. Первичные сукцессии – освоение живыми организмами (их называют пионерами) тех стадий, которые никогда не были заселены. Вторичные сукцессии появляются в стадиях, которые уже были заселены, но лишились своих обитателей в результате климатических или геологических явлений или вторжения человека (см. **Климакс**).

2. Отставание половых хромосом при движении к полюсам клетки, по сравнению с аутосомами (явление гетерокинеза), при митозе.

\*Термин введён Клеменсом (Clemens, 1916).

**Сульфорафан.** Естественный пестицид – антифидант, выделенный из капусты брокколи. Активирует гены, кодирующие антиоксидантные ферменты. Подобными свойствами обладают *плумбагин* – соединение, содержащееся в чёрном орехе, и *куркумин* (см. **Антифиданты, Гормезис, Куркумин**).

**Сульфуретум.** От лат. sulphuratum (sulphuratus) – *пропитанный серой*. Микробные сообщества (микробные, или бактериальные маты), метаболизм которых основан, главным образом, на интенсивном кругообороте соединений серы (сероводорода), поэтому эти бактерии называют *серными*. Бактериальные маты, например, характерны для гидротермальных источников на океаническом дне\*.

\*Открыты не только горячие подводные источники, но и поля холодных источников с не менее богатой фауной. Обнаружено также, что гидротермальные источники дают невидимый человеческому глазу слабый свет, с достаточной энергией для фотосинтеза некоторыми бактериями.

**Сумоилирование.** Процесс модификации белков (в том числе гистонов) путём присоединения к ним по остаткам лизина небольших белков (около ста аминокислотных остатков) семейства SUMO (small ubiquitin-related modifier). У пекарских дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* сумоилируются все коровые гистоны, а у млекопитающих только гистон H4, что привлекает деацетилазы и приводит к подавлению транскрипции.

**Сумчатость.** Альтернативный эволюционный путь развития животных, биологический смысл которого, возможно, заключается в снятии нарастающего иммунологического конфликта между организмами матери и детёныша (**Плацента**). Самки большинства современных сумчатых животных – метатериев (*Metatheria*) имеют выводковую сумку – орган вынашивания, развития и созревания потомства. В сумке располагаются соски молочных желёз, способные разбухать при присасывании плода, который в буквальном смысле повисает на соске. Молоко впрыскивается в рот детёныша при сокращении специальной мышцы. Сумка может открываться вперёд, как, например, у кенгуру или назад, как у коала, бандикута\*, тасманийского дьявола, или водяного опоссума – плавуна. Предки плацентарных и сумчатых животных разошлись примерно 170 млн. лет назад, а сами произошли, предположительно, от небольших (размером с мышь или крысу) вымерших млекопитающих *пантотериев* (см. **Терии, Эутерии**). Эволюционно плацентарность привела к ускоренному развитию мозга, поскольку позволила плоду эффективнее “отбирать” у самки питательные вещества. У сумчатых млекопитающих, напротив, головной мозг относительно примитивен. Следует также отметить, что сумчатые животные, по сравнению с плацентарными, живут недолго, например,

материковые опоссумы умирают со всеми признаками старения уже в возрасте до 2-х лет.

\*У бандикутов (сумчатых барсуков) – единственных сумчатых животных формируется также и *хориоаллантоидная плацента*, однако беременность продолжается всего 12,5 суток.

**Суперантигены.** От лат. *super* – *сверх* и *антигены*. Очень активные антигены, вызывающие бурную и неспецифическую реакцию иммунной системы (запускают продукцию провоспалительных молекул – медиаторов воспаления – цитокинов). Например, такие суперантигены выделяют стафилококки, в частности, золотистый стафилококк (*Staphylococcus aureus*), который часто является причиной грозных патологических состояний, таких как сепсис, синдром токсического шока и эндокардит. Суперантигены обычно называют *бактериальными токсинами*.

**Супербиды.** От лат. *super* – *сверху, над* и англ. *beads* – *бусы*. Буквально, “сверхбусины”. Так называются в англоязычной литературе 30-нанометровые дискретные структуры в составе фибрилл хроматина – *глобулы-нуклеомеры* – второй уровень компактизации ДНК в хроматине, осуществляемый при участии только гистоновых белков. При обработке нуклеомеров хелатирующим соединением – ЭДТА\* они разворачиваются в нуклеосомные цепочки, похожие на снизку бус и содержащие 6–8 нуклеосом (см. **Нуклеомеры, Соленоиды**).

\*Этилендиаминтетрауксусная кислота (удаляет двухвалентные ионы, в данном случае  $Mg^{2+}$ ).

**Супероксиддисмутаза (SOD).** Природный фермент, превращающий свободные радикалы (главным образом, супероксид анион,  $O_2^{\bullet-}$ ), возникающие в результате процессов окисления в организме, в безвредные молекулы\* (см. **Септический шок**). Во всём мире учёные ведут поиск соединений, имитирующих действие супероксиддисмутазы. Эти вещества особенно нужны для защиты пациентов, получающих курсы радиотерапии. Создан препарат *протектан CBLB502*, который действует как регулятор генной активности, приводящий к увеличению выработки *супероксиддисмутазы*.

\*Фермент был обнаружен в организме мышей в 1969 г. исследователями из Университета Дьюка (США), что очень укрепило “свободнорадикальную теорию старения” Денхама Хармана.

**Суперординатный.** От лат. *super* – *над, сверх* и *ordinatus* – *упорядоченный*. Например, *суперординатные цепи управления* в ЦНС к ним относятся восходящие и нисходящие связи между спинным мозгом и моторными центрами коры.

**Суперфетация.** От лат. *superfetatio* – *сверхплодотвоение*. Добавочное оплодотворение при уже имеющейся беременности. В исключительных случаях возможна беременность двойней, при этом близнецы могут рождаться с очень большим разрывом во времени (до пяти недель).

**Суперэнхансеры (super-enhancer).** Энхансеры, объединённые в кластеры и действующие сообща; обладают способностью резко усиливать активность подчинённых им генов (см. **Энхансеры**). Обладают очень большими размерами и могут связывать огромное количество регуляторных белков.

**Супинация.** От лат. *supinus* – *обращённый лицом вверх, лежащий на спине\** (*supinare* – *опрокидывать*). Приведение конечности по направлению к телу (движение в обратном направлении). Мышцы-супинаторы – приводящие мышцы.

\*Библейское замечание: “Только человек рождается лицом вверх”.

**Супрессия.** От англ. *suppression* – *подавление* < лат. *suppressus* – *тихий, пониженный*. В общем смысле супрессия – компенсаторный эффект одной мутации на проявление другой мутации. Различают *внутригенную* и *межгенную* супрессию. При межгенной супрессии мутации, возникающие в других генах, устраняют проявление мутации в исходном гене, но не приводят к восстановлению первоначального нарушения в мутантном гене (см. **Мутации обратные**). Под супрессией также понимают подавление фенотипического проявления доминантного гена геном-супрессором.

**Супрессия внутригенная.** Термин, использующийся для обозначения восстановления какой-либо утраченной в результате мутации функции с помощью второй мутации, локализованной в том же гене, что и первая. Другими словами, внутригенная супрессия обеспечивается компенсирующей мутацией, восстанавливающей первоначальную рамку считывания.

**Супрессия межгенная.** Феномен восстановления утраченной в результате мутации функции с помощью мутации, локализованной в другом гене.

**Супрессор.** От англ. *suppressor* – *подавитель* < *suppress* – *сдерживать, подавлять*. Ген (или локус), мутация в котором подавляет или компенсирует мутацию в другом гене.

**Супрессор внегенный.** Термин для обозначения мутантного гена, кодирующего тРНК, узнающую мутантный кодон согласно значению кодона дикого типа.

**Супрессор терминирующего кодона.** Мутантный ген, кодирующий тРНК, способную узнавать стоп-кодон (*терминирующий* или *нонсенс-кодон*). В результате чего процесс трансляции продолжается.

**Сурфактаны.** От англ. *surface* – *поверхность*. Вещества, обладающие малым поверхностным натяжением. В лёгких\* сурфактаны препятствуют спадению альвеол (стабилизируют их размеры). Сурфактан лёгких представляет собой *альфа-лецитин*, покрывающий мономолекулярной плёнкой внутреннюю поверхность альвеол.

\*В лёгких сурфактаны секретируют пневмоциты типа II.

**Суспензия.** От лат. *suspensio* – *подвешивание*. 1. Дисперсная система из твёрдых частиц, взвешенных в жидкости. Некоторые лекарственные

формы готовятся в виде суспензий для приёма *per os* (через рот), или *парентерально*. 2. Взвесь (суспензия) клеток.

**Суспензор.** От лат. *suspensus* – *висящий, висячий* < *suspendo(to)* – *поддерживать, подвешивать*. Клетка–подвеска. Одна из двух клеток, образующаяся при первом делении зиготы, более крупная и обращённая к микропиле. Меньшая клетка обращена к халазе; из неё в дальнейшем разовьётся зародыш (см. **Прозэмбрио**).

**Сустентоциты.** От лат. *sustento* – *поддерживать, подпирать, оказывать поддержку* и греч. *kytos* – *клетка*. 1. Общее название клеток, обладающих поддерживающими и трофическими функциями. 2. Синоним клеток Сертоли (см. **Сертоли клетки**).

**Сфагнол.** От греч. *sphagnos* – *губка*. Антисептик фенольной природы, содержащийся в сфагновых мхах. Сфагновый мох издавна использовался в народной медицине, как перевязочный материал для обеззараживания ран (см. **Антисептики, Гиалиновые клетки**).

**Сферидии.** От греч. *sphaira* – *шар* и *eidōs* – *сходство, вид*. Видоизменённые иглы морского ежа в виде мелких шаровидных или овальных образований на короткой ножке.

**Сферопласты.** От греч. *sphaira* – *шар* и *plastos* – *вылепленный*. 1. Растительные клетки, лишённые клеточных оболочек. 2. Дрожжевые клетки, лишённые с помощью ферментов клеточной стенки (оболочки). Так как многие штаммы пивных дрожжей представляют собой полиплоиды, не способные размножаться половым путём, с помощью техники слияния сферопластов, полученных из штаммов с нужными свойствами, удаётся получить клетки, несущие наборы хромосом обоих родителей.

**Сферосомы.** От греч. *sphaira* – *шар* и *soma* – *тело*. Вакуолярные органеллы растительных клеток\*. Как видно из названия, сферосомы имеют форму шара. Образуются системой эндоплазматической сети и содержат капли масла (липиды) – центры синтеза и накопления масел. Фракция сферосом проростков семян содержит также липазы, эстеразы, кислую фосфатазу, протеазу, РНКазу и ДНКазу (которые присутствуют также и в лизосомах). Однако только липаза обнаружена во всех типах сферосом. Синоним – *олеосомы*.

\*Открыты в 1880 г. немецким цитологом Ганштейном (Von Hanstein J., 1880) и названные им первоначально *микросомами*. Позднее этот термин в 1943 г. использовал французский биохимик Клод (Claude A., 1943) для обозначения осмеофильных телец диаметром около 0,1 мкм, обнаруженных им в гомогенатах клеток печени, и термин быстро прижился в биохимической литературе. Поэтому цитологический термин *микросомы*, предложенный Ганштейном и принятый в ботанике, пришлось заменить подходящим термином *сферосомы* (Perner E.S., 1953).

**Сфероцитоз.** От греч. *sphaira* – *шар* и *kytos* – *клетка*. Анемия, обусловленная патологически изменённой врождённой формой эритроцитов (сфероцитов), в результате чего такие эритроциты

задерживаются и разрушаются в ретикулярной ткани селезёнки. Ускоренное разрушение патологически изменённых эритроцитов характерно также для серповидно-клеточной анемии и талассемий (см. **Талассемия**).

**Сферулы.** От англ. spherule < лат. sphaerula – шарик. 1. Шаровидные образования (выросты) цитоплазмы. Синонимы – *пузыри* (bubbles), *почки* (buds).

2. Старый цитологический термин, использовавшийся ранее для обозначения базофильных округлых телец, расположенных посередине центромерного района в каждой хроматиде.

**Сферуляция.** От лат. sphaerula – шарик и -ia – условия. Процесс образования выростов цитоплазмы – *сферул* (“вскипание” цитоплазмы, или “выталкивание” из цитоплазмы чёткообразно расположенных шариков), которые никогда не бывают единичными и обычно существуют кратковременно (10–20 сек). Они “выбрасываются” и исчезают почти одновременно во многих участках клеточной поверхности и порой возвращаются обратно в цитоплазму; содержимое их обычно гомогенно. Явление, наблюдается *in vitro* как в норме\*, так и при патологии клеток. При этом сферулы лишены адгезивности и не прилипают к поверхности стекла. Сферуляция, как патологическая реакция клетки наблюдается часто при отеке. В некоторых случаях при патологии сферулы не возвращаются в тело клетки и такая сферуляция характерна для агонизирующих клеток (см. **Блистеры**). Существуют многочисленные синонимы, вносящие путаницу, – *bubbling, budding, сфероз, цитосфероз, микросфероз*.

\*В конце митоза при образовании двух дочерних клеток вблизи границы их раздела происходит “вскипание” поверхности (см. **Бабблинг**).

**Сфигмография.** От греч. sphugmos – пульс, биение сердца и grapho – пишу. Метод исследования сердечной деятельности, путём измерения кровяного давления в артериях и частоты пульса.

**Сфинголипиды.** От греч. Sphinx – в значении, непонятный, странный\*. Класс мембранных липидов, производных длинноцепочечного ненасыщенного аминоспирта *сфингозина* (4-сфингенина) и жирных кислот (сфингозин в сфинголипидах играет роль глицерина в фосфолипидах). Сфинголипиды состоят из полярной “головки” и двух неполярных “хвостов” (“хвоста” аминоспирта и “хвоста” жирной кислоты). Известны три подкласса сфинголипидов, производных церамида (структурный “основатель”) (см. **Церамид**): 1. *Сфингомиелины* (церамид-1-фосфохолины, в которых первичная гидроксильная группа сфингозина этерифицирована фосфорилхолином)\*\*\*. 2. *Гликоцилинголипиды*, в которых отсутствует фосфатная группа и вместо неё находятся сахара (гексозы). При этом, например, глюкоза даёт *глюкозилцерамид*, а галактоза – *галактозилцерамид*, а вместе они называются *цереброзидами*. 3. Третий подкласс сфинголипидов – ганглиозиды, содержащие олигосахариды, в состав которых входит сиаловая кислота, связанная с первичной

спиртовой группой сфингозина. Соединения, несущие на углеводном компоненте сульфогруппу, называются *сульфатидами*. В мембранах клеток человека выявлены около 60 различных сфинголипидов, большинство из которых принадлежат плазматическим мембранам нейронов. Углеводные участки некоторых гликосфинголипидов представляют собой антигенные группоспецифические детерминанты эритроцитов (эритроцитарные факторы, или агглютиногены (антигены)), которые определяют группы крови (см. **Группы крови**).

При нарушении процессов деградации сфинголипидов в результате дефектов в генах, кодирующих ферменты определённых стадий гидролиза, возникают ряд серьёзных заболеваний, таких как генерализованный ганглиозидоз, болезнь Тея-Сакса, болезнь Гоше, болезнь Нимана-Пика, болезнь Сандхофа и болезнь Фабри.

\*Сфинголипиды были открыты и названы немецким химиком и врачом Йоахимом (Йоханом) Тудикумом (1829–1901). Их роль казалась загадочной, как загадочен мифический Сфинкс. Отсюда и возникло название. Арабский эквивалент слову Сфинкс – “Аби аль хи” означает “Отец ужаса”.

\*\*Особенно много сфингомиелинов в *миелиновой* оболочке мягкотных нервных волокон, откуда они и получили своё название.

**Сфинктер.** От греч. sphinkter – *сжиматель*. Запирательный сфинктер (привратник). Вообще сфинктером называют кольцевидную мышцу (constrictor – “сжиматель”), замыкающую выходное отверстие полого органа, например, ректальный (анальный) сфинктер (старорусское название *жом*), сфинктер *пилорический* (sphincter pylori), сфинктер *препилорический* (располагается между фундальной и пилорической частью желудка) и *илеоцекальный* сфинктер, регулирующий переход содержимого тонкого отдела кишечника в слепую кишку. Синоним – *констриктор*.

**Схизогенный.** От schizo – *расщеплять, раскалывать* и gegan – *порождать*. Тип внутренних выделительных органов растений (вместилищ), представляющих собой ветвящиеся межклетники, заполненные выделяемыми веществами. К таким образованиям относятся, например, смоляные ходы, характерные для хвойных деревьев (см. **Лизигенный**).

**Схизоцель.** От греч. schizo – *расщеплять, раскалывать* и koilos – *полость* (целом). Первичная полость тела у некоторых многоклеточных животных – пространство между стенкой тела и кишечником. Схизоцель – дефинитивная (конечная) полость тела у многоножек, в которой лежат внутренние органы. У моллюсков *схизоцель* остаётся в виде системы лакун и синусов, а у кольцецов и хордовых животных вытесняется вторичной полостью – *целомом* (см. **Миксоцель, Целом**).

**СХУ.** Буквально, “синдром хронической усталости” (аббревиатура – “сху”). Болезнь, названная по основному симптому – *непреходящей усталости*, сопровождающейся мышечной слабостью и болями, потерей

памяти и расстройствами сна, приводящими к потере трудоспособности. В течение длительного времени считалось, что заболевание имеет вирусную природу и в 80 % случаев виновниками заболевания являются вирусы герпеса, Коксаки, Эпштейна-Барр и цитомегаловирусы. Затем были опубликованы данные в пользу присутствия в крови пациентов, страдающих СХУ, ксенотропного ретровируса лейкемии мышей (XMRV) и политропного ретровируса лейкемии мышей (pMLV), которые обычно обнаруживаются только в организме мышей. Последние исследования, проведенные рядом независимых лабораторий в разных штатах США, опровергли теорию вирусного происхождения СХУ. Синоним – *миалгический энцефаломиелит*.

**Сцепление генов** (англ. **linkage**)\*. Совместная в *преобладающем большинстве случаев* передача потомству от родителя генов, расположенных в одной хромосоме (их “неразлучность”). Поэтому хромосомы составляют одну *группу сцепления*. Мерой выраженности сцепления, если оно не полное, является процент кроссоверных гамет (см. **Кроссинговер**). Явление сцепления генов в 30-х годах XX века позволило сопоставить между собой наследственные факторы и наследственные структуры клетки, т. е. гены и хромосомы.

\*Термин был введён Т. Х. Морганом и соавторами, которые в ряде работ (1911–1918 гг.) показали, что материальной основой сцепления генов является хромосома, как отдельная структурная и функциональная единица, передаваемая в процессе мейоза из поколения в поколение.

**Сцепленное с полом наследование**\*. Термин применяется для тех групп сцепления, поведение которых при расщеплении соответствует расхождению половых хромосом. Различают две формы сцепленного с полом наследования: 1. X-сцепленное наследование, когда любой ген, расположенный в X-хромосоме, у мужчины проявляется фенотипически, поскольку мужчина является гемизиготой ( $X^A Y$  или  $X^a Y$ ) и получает X-хромосому только от матери. Женщина может быть гомозиготной ( $X^A X^A$  и  $X^a X^a$ ) или гетерозиготной ( $X^A X^a$ ). Пример, сцепленного с полом рецессивного заболевания – гемофилия, которая клинически проявляется только у мальчиков. Наследование сцепленных с полом доминантных генов проявляется сходным образом с аутосомно-доминантным наследованием (достаточно наличия одного доминантного аллеля, как у мужчин, так и у женщин). 2. Y-сцепленное наследование, при котором признак передаётся от отца сыну, поскольку ген, детерминирующий признак, находится в Y-хромосоме. Классический пример редкого Y-сцепленного наследования – гипертрихоз ушной раковины (волосатость ушей), описанный для некоторых индивидуумов в Индии, Шри-Ланке и Израиле (см. **X-хромосома, Y-хромосома**).

\*Термин принадлежит Т. Х. Моргану (Т. Н. Morgan, 1914).

**Сцепленность**. Способность генов, принадлежащих одной хромосоме, наследоваться совместно. В классической генетике сцепленность измеряют в процентах рекомбинации, протекающей между

локусами. Чем гены больше удалены друг от друга, тем выше вероятность рекомбинации, или кроссинговера (см. **Кроссинговер**).

**Сциофит.** От англ. sciophyte < греч. skia – *тень* и phyto (phyton) – *растение*. Тенелюбивое растение.

**Сцифоидные полипы.** От греч. skyphos – *кубок, чаша* и eidos – *сходство, вид*. Класс одиночных морских кишечнорастворительных животных (книдарий), для которых характерна смена полового (медузы) и бесполого (полипы) поколений (см. **Полипы**). Среди сцифоидов встречаются самые крупные (до 2 м в диаметре) медузы. Синоним – *сцифомедузы*. Цикл развития сцифомедузы включает следующие стадии: яйцо → планула → сцифостома → стробилиция → эфيرا → взрослая медуза.

**Сцифомедуза.** От греч. skyphos – *чаша, бокал, кубок* и *медуза* – одна из трёх горгон в греческой мифологии. Активная особь полового поколения\* у большинства (кроме ставромедуз) сцифоидных кишечнорастворительных организмов (книдарий).

\*Медузоидное поколение.

**Сцифостома (сцифистома).** От греч. skyphos – *чаша, кубок* и stoma – *рот*. Одиночный полип, в который превращается планула сцифоидных полипов, осевшая передним концом тела на донный субстрат. Этот молодой полип почкуется, образуя новые *сцифостомы* (см. **Планула**). Другими словами, особь полипоидного (бесполового) поколения у многих сцифоидных кишечнорастворительных животных.

**Сывороточная болезнь.** Реакция замедленного типа, возникающая на введение в организм сыворотки крови, а также чужеродных сывороточных белков (при серотерапии и серопротекции). Причиной является образование иммунных комплексов чужеродных белков с антителами, образующимися против них. Выражается в повышении температуры тела (лихорадка), появлении сыпи, боли в суставах, нарушении пульса и дыхания. Эти симптомы могут сохраняться в течение нескольких лет.

**“Сыворотка правды”.** Фармакологическое средство, подавляющего волю человека. Готовится на основе амитала натрия.

**Сыпь (высыпания).** Пятна, пузырьки (в том числе в виде подсыхающих корочек), гнойнички и узелки, появляющиеся на коже и слизистых оболочках при некоторых инфекционных заболеваниях. Сыпь характерна для сыпного тифа, ветряной оспы (“ветрянке”); она появляется также при воздействии на организм различных внешних факторов (хим., физ. и др., например, при ожоге крапивой), а иногда и при нарушении обмена веществ.

*“Старайся дать уму как можно больше пищи”.*

Л. Н. Толстой

## Т

“Если ты встал на путь учёного, то помни,  
что обрёл себя на вечное искание нового,  
на беспокойную жизнь до гробовой доски.  
У каждого учёного должен быть ген  
беспокойства. Он должен быть одержим”.

Н. И. Вавилов

**Табанин.** От лат. *Tabanus bovinus* – скотский слепень. Протеин слюны самок слепня, препятствующий свёртыванию крови, путём предотвращения действия тромбина на фибриноген плазмы крови.

**Табес.** От лат. *tabes* – *таяние, тление, гниение*. Общий термин, отражающий прогрессирующее истощение и ослабление организма. Например, *tabes dorsalis* – сухотка спинного мозга – прогрессирующий склероз и воспаление задних корешков и столбов спинного мозга, а также периферических нервов, сопровождающиеся атрофией мышц, потерей чувствительности, невралгиями и стреляющими болями. Может быть следствием третичной стадии сифилиса, или болезни Дюшенна (см. **Миодистрофия Дюшенна**). Синонимы – *сухотка* (устар.), лат. *putrefacio* (англ. *putrefaction* – *гниение, разложение*).

**Тагматизация.** От греч. *tagma* – *нечто упорядоченное*. Подразделение тела животных на отделы.

**Тагмы.** От греч. *tagma* – *нечто упорядоченное*. 1. Обособленные отделы тела (сегменты) у примитивных ракообразных (*Crustacea*). Выделяют следующие отделы: протоцефалон, гнатоцефалон (челюстной отдел) и гомономно-метамерное туловище, заканчивающееся *тельсоном* (см. **Тельсон**). 2. В ботанике, сегменты таллома.

**ТАГГ-коктейль.** Смесь, содержащая трийодтирозин, аминокислоты, глюкагон и гепарин, стимулирующая пролиферацию гепатоцитов. При введении этой смеси здоровым животным (мышам, крысам) у некоторых из них наблюдается эффект очень похожий на тот, что происходит после частичной гепатэктомии (ЧГЭ); в печёночных клетках усиливается синтез РНК, ДНК, глицеридов и изменяется состав жирных кислот.

**Таксисы.** От греч. *taxis* – *расположение по порядку, строй*. Направленные (ориентированные) перемещения подвижных организмов к источнику стимуляции (положительные таксисы – движение в направлении аттрактанта) или от него (отрицательные таксисы – удаление от репеллента). Таксисы характерны для низших животных и растений, а также отдельных клеток, вплоть до бактерий, способных к перемещению в пространстве. В ботанике их называют *топотаксисами* (от греч. *topos* – *место*). В зоологии различают ряд таксисов: 1. *Клинотаксис\** – курс движения определяется путём “ощупывания” среды (например, движения переднего конца тела у личинки мясной мухи

при отрицательном *фотоклинотаксисе*). (В процессе онтогенеза знак таксиса может меняться; *имаго* мясной мухи, в отличие от личинки, проявляет положительный фототаксис). 2. *Телотаксис*\*\* – основан на прямой фиксации цели движения. 3. *Тропотаксис*\*\*\* – движущаяся особь всё время изменяет свой курс, ища положение, при котором уравнивается раздражение симметрично расположенных органов чувств. 4. *Менотаксис* – выбор животным движения под каким-то углом к направлению на источник раздражителя (менотаксический курс). В микробиологии реакцию избегания называют *фоботаксисом*\*\*\*\*, а реакцию, обусловленную химическим стимулом (реакцию на изменение концентрации растворённого вещества) – *хемотаксисом*. Реакция на изменение концентрации кислорода – *аэротаксис*, осмоляльности – *осмотаксис*, освещённости – *фототаксис*, температуры – *термотаксис*. Выделяют также *тигмотаксис*, *магнитотаксис*, *гальванотаксис* и, наконец, реакцию изменения скорости перемещения называют *кинезом*.

\*От греч. *klino* – *наклоняю* и *taxis* – *порядок*.

\*\*От греч. *telos* – *конец* и *taxis* – *порядок*.

\*\*\*От греч. *tropos* – *поворот, направление* и *taxis* – *порядок*.

\*\*\*\*От греч. *phobos* – *страх*.

**Таксол.** От лат. *Taxus* (тис) – названия вечнозелёных деревьев и кустарников, семейства *Taxaceae*\*, и суффикса “ol”, указывающего на то, что это спирт. Противоопухольевый препарат, содержащий ядовитый алкалоид-канцеростатик, который получают из коры тиса тихоокеанского (тиса ядовитого\*\*). Обладает способностью стабилизировать микротрубочки (способствует полимеризации тубулина даже при низких концентрациях его в клетке\*\*\*) (см. **Колхицин, Паклитаксель**). Синоним – *таксин*.

\*Тис в настоящее время получил название “дерево надежды”.

\*\*Семена и листья издревле считались ядовитыми (при употреблении вызывали *taxo se exanimare* – буквально, ощущение безжизненности). Для получения 1 кг препарата снимали кору с 3 тысяч деревьев. В настоящее время *таксол* получают модификацией неактивного соединения 10-*дезацетилбаккатина*, являющегося метаболитом *тиса ягодного* или *европейского* (*Taxus baccata*).

\*\*\*В одной из первых концепций рака предполагалось, что в трансформированных клетках нарушается образование микротрубочек.

**Таксон.** От англ. *taxon* < лат. *taxare* – *оценивать* (греч. *taxis* – *расположение по порядку*). Любая систематическая группа организмов.

**Таксономия.** От англ. *taxon* и греч. *nomos* – *закон*. В узком понимании – наука о номенклатуре, описании и классификации организмов. Строится на подразделении организмов на группы для демонстрации степени их сходства и предполагаемых эволюционных взаимосвязях. В нисходящем порядке таксономия включает следующие категории: *царство* (например, *protista*, или *monera*), *тип* (*phyla*), *класс*,

*отряд* (для растений и бактерий – *порядок*), *семейство*, *род* (genus, множ. genera), *вид* (species), *подвид* или *разновидность*.

**Таксоценозы.** От греч. taxis – *расположение по порядку, строй* и koínos – *общий*. Группы систематически родственных между собой членов данной экосистемы.

**Тактильный.** От лат. tactio – *прикосновение, осязание, чувство*. Осязательный, относящийся к чувству прикосновения. *Тактильная чувствительность* (*тактильные рецепторы кожи*) – рецепторные механизмы, осуществляющие поверхностную кожную чувствительность.

**Таламус.** От греч. thalamus – *чертог (комната, палата)*. Часть промежуточного мозга, очень древнее структурное образование размером с грецкий орех, называемое также “зрительный бугор” (точнее, представляет собой два зрительных бугра, расположенных в середине каждого полушария мозга и связанных серой спайкой, в которой проходят пути, соединяющие между собой ядра обоих зрительных бугров). В таламусе расположены центры формирования эмоций и эмоциональной памяти (он отвечает за переключение входящих сенсорных сигналов) и центры управления биологическими ритмами (прионные поражения таламуса приводят к фатальной бессоннице). В процессе эмбрионального развития таламус формирует верхний вырост – шишковидную железу (эпифиз, или “верхний мозговой придаток”), а от дна таламуса (гипоталамуса) отходит другой вырост – нейрогипофиз, который анатомически соединяется с аденогипофизом, образуя гипофиз (“нижний мозговой придаток”) – верховную железу, управляющую почти всей эндокринной системой организма. Таламус – основной переключатель информации в таламо-кортикальной, кортико-таламической и кортико-таламо- кортикальной системе.

**Талассемия\*.** От греч. thalassa – *море* и ha(ima) – *кровь*. Наследственная гемолитическая анемия (малокровие), при которой гемоглобин имеет аномальную структуру. Например,  $\beta^{(+)}$ -вариант *талассемии* вызывается мутацией, нарушающей сплайсинг  $\beta$ -глобиновой гяРНК. При этом заболевании в первом интроне возникает мутантный сайт сплайсинга.

\*Носители *талассемии* впервые были обнаружены в 1925 г. среди жителей средиземноморского побережья, откуда и возникло название.

**Талидомид.** Препарат, применявшийся в середине прошлого века в Западноевропейских странах\* как седативное (“мягкое” снотворное) средство беременными женщинами и приведший к рождению в 1957–1961 гг. около 10000 детей с симптомами фокомелии (“*талидомидные дети*”). Оказалось, что в состав препарата входили две хиральные формы молекул – как право-, так и левосторонних (см. **Рацематы, Хиральность**). Одни молекулы действовали как снотворное, а другие – обладали тератогенным эффектом и вызывали дефекты развития. Талидомид – очень сильный тератоген (см. **Тератогены, Фокомелия**). Синоним – *контерган*.

\*Производился в ФРГ.

**Таллом\***. От греч. thallos – *зелёный побег, ветвь, отпрыск* (англ. a green shoot). Многоклеточное, примитивное по строению вегетативное тело низших растений (водорослей, грибов и лишайников\*\*), не подразделённое на органы (корень, стебель и листья). У талломных растений нет проводящих тканей, и в своём развитии они не проходят стадии зародыша. В нитчатых талломах клетки, размножаясь, делятся поперечно и образуют один ряд (нить из клеток). Плоские талломы образуются из нитчатых при продольном делении клеток. У сложно организованных талломов различают базальный *ризойд*, с помощью которого они прикрепляются к субстрату, и растущий ветвящийся верхушечный конец. Синоним – *слоёвище*.

\*Слово имеет один корень с названием химического элемента *таллий*, дающего в спектре зелёную линию.

\*\*Лишайники – это симбиотические автотрофные объединения одноклеточных зелёных водорослей и грибов (см. также **Симбиоз**).

**Таллофиты (Thallophyta)**. От греч. thallos – *зелёный побег* и phyton – *растение*. Низшие растения, имеющие ценобластическое вегетативное тело (кормус), не разделённое на органы (листья, ствол или стебель и корень). Таллофиты не составляют единой таксономической группы и относятся к грибам и водорослям.

**Тамблинг**. От англ. tumbling – *кувыркание* (tumbler – *акробат, переключатель* (тумблер). Термин, обозначающий периоды кувыркания бактерий при смене направления вращения жгутика после свободного линейного “пробега”. Тамблинг, например, наблюдается у бактерий рода *Proteus*.

**Танатоз (танатос)**. От англ. thanatosis < греч. thanatos – *смерть* и -osis – *состояние*. Состояние рефлекторной неподвижности, похожее на смерть, иначе, “притворная” смерть. Например, в танатоз впадает опоссум при нападении койота и, тем самым, спасает свою жизнь.

**Танатология**. От греч. thanatos\* – *смерть* и logos – *учение*. Наука о процессах умирания. Раздел медицины и биологии, изучающий причины и механизмы умирания. Под смертью понимают окончательное прекращение всех функций организма и, в первую очередь, функций мозга.

Для человека смерть страшна своей необратимостью, но именно она и делает жизнь сверхценной.

\*По имени древнегреческого божества смерти *Танатоса* (Thanatos) – сына Богини Ночи и Бога времени Кроноса (Хроноса). Имя Танатос присвоено также погибшему спутнику Марса, который при падении на Марс, уничтожил атмосферу этой планеты и, возможно, существовавшую на ней жизнь.

От недр Земли и до колец Сатурна  
Я жизнь познал и, кажется, недурно.  
Из всех ловушек дьявола бежал –  
Лишь узел смерти я не развязал!

*Эпитафия на могиле Авиценны  
в иракском городе Хамадане.*

**Танатофорная дисплазия.** От греч. *thanatos* – *смерть* и *phore* – *несущий*. Летальная форма врождённой карликовости, характеризующаяся широким спектром отклонений в физическом развитии, таких как *микромелия\**, узкая грудная клетка, короткие рёбра, короткие и широкие кости таза, мышечная гипотония и отсутствие рефлексов (арефлексия). Новорождённые вскоре погибают от дыхательной недостаточности. Заболевание вызывается мутациями в определённых сайтах гена *FGFR3* (см. **Ахондротрофия, Дисплазия**). Синонимы – *танатофорная карликовость, летальная карликовость новорождённых*.

\*От греч. *mikros* – *малый* и *meleia* (*melos*) – *нога, конечность*.

**Тандемные повторы ДНК.** От англ. *tandem* – *последовательное расположение чего-либо друг за другом, расположение цугом, гуськом, вереницей* < лат. *tandem* (*tam-dem*) – *наконец*. Повторяющиеся друг за другом одинаковые мотивы последовательностей, образующие протяжённый участок молекулы ДНК. Тандемные повторы расположены в теломерных и центромерных областях хромосом. У всех позвоночных структура теломер одинаковая – (TTAGGG)<sub>n</sub>.

**Танины.** От фр. *tannin* < *tanner* – *дубить кожу*. Дубильные вещества растений, из группы полифенолов, обладающие вяжущим вкусом. Инкрустируют, наряду с лигнином, клеточные оболочки древесных растений (см. **Инкрустация**). В вакуолях растений содержатся *танины* галловой (C<sub>7</sub>) и протокахетовой (C<sub>15</sub>) кислот. Танины\* связывают алкалоиды и некоторые соли с образованием нетоксичных танатов.

\*Танины входят в состав универсального антидота под названием ТУМ, содержащего также активированный уголь и жжёную магнезию (MgO).

**Тапетум.** От новолат. *tapetum* – *выстилающий* < греч. *tapes, tapetis* – *ковёр, покрывало*. 1. Зеркальце в глазах кошачьих\* (*блестящий слой\*\**, состоящий из эндотелиальных клеток или эластичных волокон, расположенный позади сетчатки глаза в сосудистой оболочке или в пигментном слое). Отражает на сетчатку не поглощённые световые лучи, повышая её чувствительность. Тапетум позволяет светиться в темноте глазам кошачьих. У моллюсков, кольчатых червей и членистоногих тапетум образован пигментным эпителием, а у рыб и крокодилов – слоем из кристаллов гуанина (см. **Иридофоры**).

\*Активных ночью хищников, например, львов.

\*\*Полное название *tapetum lucidum* (от лат. *lucidum* (*lucidus*) – *светлый, сверкающий, блестящий*).

2. У высших растений выстилающий слой, внутренний слой клеток в спорангиях и в оболочке пыльника. В норме клетки тапетума многоядерные (т. е. представляют собой *полигомокарионы*). Они выделяют вещества, необходимые для развития спороцитов и спор, а у высших растений – для развития пыльцевых зёрен.

**Таргетинг.** От англ. *targeting* – буквально, *адресование*. 1. Общий термин для обозначения процесса, в ходе которого происходит избирательная доставка белков к целевым сайтам транслокации в специальные клеточные компартменты-мишени. Направление (адресование) белков происходит с помощью *сигнальных последовательностей* аминокислот, входящих в состав первичной структуры белка, которые и узнаются органеллой-мишенью. 2. Термин также используется для целенаправленного изменения генов, например, с помощью гомологической рекомбинации, которая может происходить между вносимой в клетку ДНК и её собственной ДНК. В результате в нужном месте (целевом гене) появляется нужное изменение (это и есть таргетинг гена). С помощью таргетинга генов создают модельных животных (например, мышей), имитирующих те, или иные болезни человека. Объединение метода таргетинга и использование изменённых с его помощью эмбриональных стволовых клеток для доставки в эмбрионы нужных генетических последовательностей позволили создавать новые стабильные линии лабораторных мышей\*. 3. Метод нокаутирования генов также представляет собой таргетинговый подход (см. **Рекомбинация гомологичная (гомологическая)**).

\*Итальянец Марио Капеччи (Mario R. Capecchi), американец Оливер Смитис (Oliver Smithies) и англичанин Мартин Эванс (Martin J. Evans) получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине в 2007 г. “за открытие принципов внесения специфических генетических изменений у мышей с использованием эмбриональных стволовых клеток”.

**Таргетинг микротрубочек.** От англ. *targeting* – *адресование*. Взаимодействие микротрубочек с адгезионными структурами, в результате которого происходит разборка *фокальных контактов*.

**Таргетная терапия.** От англ. *target* – *цель, мишень*. Терапия, при которой лекарственные средства доставляются точно в целевой орган-мишень (к поражённому участку), в результате чего резко повышается эффективность лечения, и снижаются побочные эффекты.

**Таргетный.** От англ. *target* – *цель, мишень*. Целевой, направленный в конкретную цель. Например, *таргетная терапия* опухолей – использование препаратов, избирательно влияющих на метаболизм конкретной опухоли.

**Тарзальный.** От лат. *tarsus (tarsi)* < греч. *tarsos* – *стопа, подошва ноги*. 1. Предплюсневой (часть стопы, включающая таранную, пяточную, ладьевидную, кубовидную и три клиновидные кости), относящийся к предплюсне. Например, *тарзальные коготки* у плодовой мушки.

2. Относящийся к хрящу века (фиброзной пластинке, придающей форму и твёрдость краевой части века).

**Гартроновая кислота.** Содержится в капусте и обладает способностью подавлять превращение углеводов в жиры. Препятствует развитию ожирения. Способствует заживлению язв желудка и 12-перстной кишки. Легко разрушается при нагревании. Синонимы – витамин U, фактор U.

**Тастанты.** От англ. taste – *вкус* (чувство). Вкусовые добавки.

**ТАТА-бокс.** Короткий (обычно шестичленный), слегка варьирующий у разных генов участок (регуляторный элемент) промотора, обогащённый Т и А, обеспечивающий связывание РНК-полимеразы II. Каноническая (консенсусная) последовательность этого участка – ТАТААА. Присутствует в большинстве генов и располагается на расстоянии около 25 п. н. перед стартовой точкой транскрипционной единицы. Для процесса связывания РНК-полимеразы II необходим специальный фактор – ТАТА-связывающий белок (ТСБ) (*ТАТА-Box binding protein*, ТВР). Синонимы – *ТАТА-последовательность*, *ТАТА-домен*, *блок Хогнесса* (Hogness box\*), или *домен Голдберга-Хогнесса*.

\*Первоначальное название элемента.

**Таурин.** От лат. taureus\* – *воловий, бычий* < греч. taura – *яловая корова*. Модифицированная аминокислота ( $\text{NH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{SO}_3\text{H}$ ). Входит в состав таурохолевой кислоты – компонента желчи (наряду с другим конъюгатом – гликохолевой кислотой\*\* – образует соли желчных кислот). Таурин способствует регенерации тканей, обладает мембраностабилизирующим и иммуномодулирующим действием, а также снижает уровень холестерина в крови. Влияет на синтез ретинола. Сильный антиоксидант. Используется в офтальмологии при катаракте и глаукоме, а также при приготовлении препаратов интерферона, поскольку способствует сохранению его биологической активности. Таурин содержится в значительных количествах в кальмарах. Таурин, наряду с другой необычной аминокислотой бета-аланином, входит в состав яда паразитоидной изумрудной тараканьей осы (например, *Ampulex dementor*), который превращает жертву в послушного зомби, становящегося живой “консервной банкой”, наполненной свежей пищей для развивающейся личинки осы. Синоним – *тауфон*.

\*Подвид дикой капусты – *капуста крымская* по-латыни называется *Brassica sylvestris taurica*.

\*\*Холевая кислота, конъюгированная с глицином.

**Таутомерия.** От греч. tautos – *тот же самый* и meros – *часть*. Вид изомерии, при котором изомеры, например, нуклеотиды, могут попеременно находиться в *лактимной* или *лактамной* формах (кетонольная таутомерия). Это обстоятельство очень важно для процессов спаривания оснований в нуклеиновых кислотах и мутагенеза.

**Таутоним.** От греч. tautos – *тот же самый* и онума – *имя*. Видовое название, повторяющее родовое.

**Тафцин.** От англ. tuft – *пучок*. Тетрапептид – *индуктор специфического эндоцитоза* иммуноглобулинов (IgG) лейкоцитами и макрофагами, рецепторы которых связывают антитела строго избирательно.

**Тахигенез.** От греч. tacheos – *быстрый, скорый* и genesis – *происхождение, начало*. Ускоренное (укороченное) эмбриональное или личиночное развитие с выпадением одной или нескольких стадий.

**Тахизоиты.** От греч. tacheos – *быстрый* и zoon – *животное*. Стадия развития токсоплазмы\*, на которой из проглоченных цист\*\* в макрофагах кишечника промежуточных хозяев (человека и других млекопитающих, не кошек\*\*\*) в результате дифференцировки развиваются быстро размножающиеся *тахизоиты*. Последние убивают клетки, и внедряются в следующие, где превращаются в медленно развивающиеся цисты, называемые *брадизоитами\*\*\*\** (см. **Токсоплазма, Токсоплазмоз**).  
Синоним – *трофозоиты*.

\**Toxoplasma gondii*; вызывает токсоплазмоз, который может быть и врождённым.

\*\*Цист, проглоченных вместе с пищей, загрязнённой экскрементами кошек.

\*\*\*Кошачьи – это окончательные хозяева токсоплазм.

\*\*\*\*От греч. bradys – *медленный*.

**Тахикардия.** От греч. tacheos – *быстрый, скорый* и kardia – *сердце*. Повышенная частота сердечных сокращений, в быту – *сердцебиение*. Термин обычно применяют для обозначения частоты сердечных сокращений свыше 100 ударов в минуту. Синоним – *тахиритмия*.

**Тахикротический.** От греч. tacheos – *быстрый, скорый* и krotos – *удар* (англ. striking). Относящийся к частому пульсу, или вызывающий его.

**Тахипноэ.** От греч. tacheos – *быстрый, скорый* и pnoia – *дыхание*. Учащённое дыхание (см. **Апноэ, Диспноэ**).

**Тахителя\***. От греч. tacheos (thahys) – *быстрый, скорый* и telos – *результат, завершение, осуществление*. Быстро протекающий эволюционный процесс, превышающий средний *хоротелический* темп эволюции. Другими словами, тахителя – ускоренный темп эволюции, присущий некоторым таксономическим группам организмов (у млекопитающих, например, тахителя могла протекать на уровне семейств) в определённые, относительно короткие периоды времени. Тахителя обычно связана с появлением новых адаптивных условий существования, с которыми ещё не сталкивалась данная группы особей (например, с изменением геологических условий обитания, или с миграцией данной группы в другие места обитания). Тахителические формы организмов обычно вымирали, или превращались в хоротелические, или брадителические формы (см. **Хоротелия, Брадителия**).

\*Термин ввёл Дж. Симпсон (G. F.Simpson, 1944).

**Тахифилаксия.** От греч. *tacheos* – *быстрый, скорый* и *phylaxia* (*phylaxis* – *защита, иммунитет*, англ. *protection*). Биологическое явление, обусловленное угасанием ответа на воздействие химического вещества. В клинике – быстрое прогрессирующее снижение лечебного эффекта при повторном назначении лекарственного препарата. Связано с *десенситизацией* рецепторов, отсутствием свободных рецепторов или уменьшением их числа. Пример тахифилаксии: при повторной стимуляции клеток клубочковой зоны надпочечников с помощью АКТГ ответная секреция альдостерона быстро угасает.

**Тебаин.** Алкалоид опия, вызывающий судороги и по своему действию похожий на стрихнин (см. **Стрихнин**).

**Тегмен.** От лат. *tegmen* (*tegumen, tegimen*) – *покрывало, покров, прикрытие*. 1. В ботанике, покров. 2. В энтомологии, склеротизированное переднее крыло у уховёрток и прямокрылых.

**Тегула.** От лат. *tegula* – *кровельная черепица*. Энтомологический термин, обозначающий *подкрыловую пластинку*.

**Тегумент.** От лат. *tegumentum* (*tegimentum*) – *покров, покрывало, покрывка, оболочка*. 1. Анатомические образования среднего мозга. Средний мозг (*mesencephali*) – наименьшая по объёму часть мозга, содержащая только два ядра: *nucleus ruber* и *nucleus niger* (“красное” и “чёрное” ядра). 2. Покровный эпителий ленточных червей\*, клетки которого способны вырабатывать протеолитические ферменты. Другими словами, наружный покров у плоских червей. Так, например, у сосальщиков покров представлен эпителием, клетки которого сливаются, образуя общий цитоплазматический слой (*синцитий*), из которого в глубину тела погружаются участки цитоплазмы, содержащие ядра. 3. Структура под названием *тегумент* характерна и для вирионов герпес-вирусов; располагается между нуклеокапсидом и липопротеидной оболочкой. Содержит регуляторные белки (VP), которые связываются с клеточными факторами транскрипции для активации транскрипции и трансляции немедленных (ранних) вирусных белков, таких как ДНК-полимераза и тимидинкиназа, участвующих в репликации вирусов (см. **Герпесвирусы, Нектин**).

\*Отличительной особенностью ленточных червей является отсутствие у них пищеварительной системы.

**Тейхоевые кислоты.** От греч. *teichos* – *стенка*. Один из двух классов полимеров, наряду с мураминовой кислотой, присутствующие как сопутствующие компоненты в клеточных стенках некоторых клинически значимых *грамположительных* бактерий. Представляют собой неразветвлённые полимеры фосфата и глицерина или рибитола\*, этерифицированные моно- или олигосахаридами (с образованием простых эфиров), или D-аланином (с образованием сложных эфиров) по свободным гидроксильным группам. Имеют клиническое значение, так как могут индуцировать шок, подобно эндотоксину, при заражении некоторыми грамположительными бактериями (см. **Эндотоксины**).

\*Глицеролфосфата или рибитолфосфата.

**Тека.** От лат. *theca* < греч. *theke* – *ящик, сумка, оболочка, капсула* (англ. *a case* – *коробка, крышка, chest* – *ящик*). 1. Сперматека пчелиной матки, “*theca tendinis*” – *влагалище сухожилия*. 2. Спорангий, аск. 3. Пыльцевой мешок.

**Текодонтность.** От греч. *theke* – *ящик, капсула* и лат. *dentis* – *зуб*. Буквально, расположение зубов в ячейках (“ячеистозубость”). При текодонтной зубной системе зубы у животных располагаются в альвеолах верхней и нижней челюстей. Например, у крокодилов текодонтные зубы (см. **Гетеродонтность**).

**Текториальный.** От лат. *tectorium* – *затычка* (*tectus, tectum* – *крытый, защищённый*). Покровный, относящийся к покровной ткани, мембране.

**Текториум.** От лат. *tectorium* – *затычка*. Покрышка (анатомическая покровная структура).

**Тектум.** От лат. *tectum* (*tego*) – *крыша, кровля, потолок*. Любая плоская структура, покрывающая анатомическое образование, а также средний мозг. Например, зрительный тектум, ретино-тектальные связи, текто-спинальный. Синоним – *тегментум* (покрышка) (см. **Тегумент**).

**Телархе.** От греч. *thel* – *сосок* и *arche* – *начало*. Период онтогенеза, связанный с формированием молочных желёз у лиц женского пола (см. **Менархе**).

**Телеангиэктазия.** От греч. *têlos* – *конец, хвост*, *angeion* – *сосуд* и *ektasis* – *растяжение, расширение*. Локальное расширение капилляров и мелких артерий.

**Телегиния.** От греч. *têlos* – *результат, цель, завершение, конец* и *gune* – *женщина*. Исключительное (или преимущественное) появление потомства женского пола, обусловленное существованием сцепленных с полом летальных мутаций.

**Телегония.** От греч. *têlos* – *результат, завершение, осуществление, конец* и *gonia* – *рождение* < *gone* – *семя*. Термин для обозначения необъяснимого с биологической точки зрения явления, при котором наблюдается влияние первого самца на фенотип потомства, произведённого от последующего самца. Считается, что этот феномен может проявляться и у человека, возможно, через эпигенетические механизмы.

**Телергоны\***. От греч. *têle* – *вдаль, далеко* и *ergon* – *действие* (работа). Летучие физиологически активные вещества (химические дистанционные раздражители), выделяемые животными во внешнюю среду и воздействующие на другие организмы. К телергонам относятся *феромоны, аттрактанты* и *эпагоны* животных.

\*Термин ввёл в 1957 г. советский биолог Я. Д. Киршенблат.

**Телиобазидия.** От греч. *têlos* – *конец* и *basidion* – *небольшое основание, фундамент*. Орган полового спороношения у базидиальных

грибов, состоящий из четырёх клеток, образующихся из толстостенной покоящейся клетки. Синоним – *фрагмобазидия*.

**Телиоспоры (телейтоспоры).** От греч. *têlos* – *конец* и *spora* – *семя*. Двуклеточные споры, образующиеся в конце лета. Представляют собой покоящиеся клетки головнёвых и ржавчинных грибов (отдел базидиомикотов), способные переживать неблагоприятные условия (зиму), благодаря наличию толстой тёмной по цвету оболочки. Весной в телиоспорах заканчивается половой процесс (сливаются два гаплоидных ядра, образуя одно диплоидное) и из телиоспоры вырастают фрагмобазидии, содержащие по четыре базидиоспоры (см. **Уредоспоры**, **Эцидии**).

**Телитокия.** От греч. *thêlys* – *женский* и *tokos* – *роды, потомство*. Процесс размножения, при котором рождаются только самки. Форма партеногенеза у некоторых насекомых, при которой из неоплодотворённых яиц развиваются только самки (см. **Аррентокия**, **Партеногенез**).

**Телоген.** От греч. *têlos* – *результат, конец, хвост* и *gen* (*genan*) – *производить, порождать* (англ. *producing*). Фаза покоя волосяной луковицы в цикле роста (развития) волоса.

**Телогены.** От греч. *têlos* – *результат, конец, хвост* и *genan* – *порождать*. Устаревшее название буферных зон на концах хромосом – *теломеров* (см. **Теломеры**).

**Телодендрии.** От греч. *têlos* – *результат, конец, хвост* и *dendron* – *дерево*. Разветвления на концах длинных отростков нейронов (конечные разветвления аксонов) – аксональные “метёлочки”.

**Телолецитальный.** От греч. *têlos* – *результат, конец* и *lekithos* – *яичный желток*. Буквально, “конечножелточный”. Например, телолецитальные яйца – яйца, у которых желток сосредоточен на нижнем (вегетативном) полюсе, а цитоплазма расположена на верхнем (анимальном полюсе). При этом яйца рыб, амфибий, рептилий и птиц содержат значительные количества желтка.

**Телолизосомы.** От греч. *têlos* – *результат, завершение, конец, хвост* и *лизосомы*. Лизосомы, содержащие непереваренные продукты, например, липиды, пигментные вещества. У человека при старении в телолизосомах клеток мозга, печени и в мышечных волокнах накапливается пигмент старения – *липофусцин*. Синоним – *остаточные тельца*.

**Теломераза\*.** От греч. *têlos* – *результат, конец, хвост*, *meros* – *часть* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, восстанавливающий концы хромосом (теломеры\*\*), укорачивающиеся при репликации ДНК (примерно на 100 н. п. за каждый цикл репликации) за счёт процесса *маргинотомии*, характерного для матричного синтеза ДНК. Теломераза содержит в своём составе постоянно ассоциированную РНК – матрицу (шаблон) для копирования теломеров и фермент, похожий на обратную транскриптазу. Механизм действия теломеразы заключается в повторном копировании матрицы с транслокацией фермента на конец новообразованной цепи. В результате образуется длинный 3'-конец,

который служит матрицей для достройки комплементарной цепи. В результате теломеры хромосом удлиняются. В геноме у человека найден всего один ген теломеразной РНК, расположенный на 14-ой хромосоме и обозначенный как TERC (telomerase RNA component, или template-containing telomerase RNA – *шаблонная РНК теломеразы*) и два белковых гена (обеспечивают образование каталитического компонента) – TEP-1 (first telomerase-associated protein – *первый связанный с теломеразой белок*) и TERT (telomerase reverse transcriptase – *обратная транскриптаза теломеразы*) (см. **Дискерин**). Эти гены образно называют “генами молодости”, поскольку они отключают “внутриклеточные часы”, отмеряющие срок жизни клеток\*\*\*. В норме соматические клетки лишены теломеразной активности; их теломеры укорачиваются как в процессе онтогенеза, так и при культивировании *in vitro*. У человека гены теломеразы активны только в эмбриональных (клетках зародыша) и стволовых клетках, а также клетках-предшественниках сперматозоидов (*есть не очень убедительные данные, говорящие, что активность теломеразы может присутствовать и в других клетках*). К сожалению, эти гены часто обеспечивают “бессмертие” (immortality) раковых клеток. Линейные культуры клеток, обладающие бессмертием, также активно экспрессируют теломеразу\*\*\*\* (см. **Старение клеток**). Обнаружено, что клетки крупных ракообразных – *омаров*, для которых характерна очень высокая продолжительность жизни (больше ста лет без признаков старения), активно вырабатывают теломеразу.

\*Существование теломеразы предсказал в 1971 г. советский биолог Алексей Матвеевич Оловников. Впервые теломераза была обнаружена в 1984 г. у инфузорий (*Tetrahymena*) калифорнийскими учёными Элизабет Блэкберн (Elizabeth Blackburn) и её аспиранткой Кэрол Грейдер (Carol Greider). Поскольку у инфузорий геном представлен огромным числом маленьких хромосом, несущих на концах теломеры, оказалось, что и выделить из них теломеразу намного легче, чем из клеток других организмов (см. **Теломеры**).

\*\*Теломеры образно называют защитными структурами хромосом; они могут не только поддерживать свой размер, но и синтезироваться *de novo*.

\*\*\*Правда, далеко не всех клеток, например, для иммортализации кератиноцитов кожи необходимо также “выключить” ген p16<sup>INK4</sup>.

\*\*\*\*Показано, что введение в клетки HeLa препаратов, блокирующих РНК-компонент теломеразы, приводит к укорочению теломер и последующей гибели клеток.

**Теломерная инактивация.** Феномен репрессии гена, находящегося вблизи теломеры (см. **Теломеры**).

**Теломерные синдромы (the telomere syndromes).** Синдромы человека, сопровождающиеся симптомами преждевременного старения и обусловленные мутациями в теломеразном гене (TERT), или гене, кодирующем РНК-матрицу (TERC) (см. **Теломераза, Дискерин**).

Показано, что мутации в любом из генов, связанных с теломерами, а в 2012 г. было обнаружено 8 мутантных генов, дают сходную симптоматику, связанную с нарушениями нормального функционирования теломер. Обычно эти нарушения также приводят к пневмофиброзу, а иногда и апластической анемии (см. **Фиброз, Апластическая анемия**).

**Теломеры.** От греч. *têlos* (англ. *tail*) – *результат, конец, хвост* и *meros* – *часть* (англ. *a part*). Дистальные участки плеч хромосом, их “естественные” концы, которые при структурных перестройках хромосом никогда не занимают *интеркалярного* положения. Теломеры состоят из теломерной ДНК, находящейся в комплексе с рядом белков, поддерживающих их структуру и целостность\* (см. **Теломераза**). Благодаря теломерам хромосомы остаются интактными и компактными, и не “склеиваются” друг с другом. Представляя собой защитные (буферные) последовательности ДНК на концах хромосом, монотонно повторяющиеся тысячи раз\*\* (теломерные повторы), теломеры постоянно укорачиваются с каждым актом деления клеток (здесь невольно хочется провести сравнение с понятием “шагреновая кожа”, вспомнив одноимённый роман Оноре де Бальзака “Шагреновая кожа”, 1830 г.). Поэтому длина теломер служит своеобразной мерой возраста клеток. Для большинства соматических клеток процесс укорочения теломер необратим и приводит, в конце концов, к состоянию, называемому *клеточным* или *пролиферативным* старением (когда клетка теряет способность к делению)\*\*\*. В некоторых типах клеток (стволовые, генеративные и раковые клетки) активируется фермент *теломераза*, восстанавливающий теломеры. У всех млекопитающих теломеры представлены совершенно одинаковой “фразой” TTAGGG, которая у человека повторяется от 7 до 15 тысяч раз, а у мыши до 150 тысяч раз. Теломеры грибов, плесеней (например, нейроспоры) и простейших (трипаносомы), некоторых представителей червей (нематод) и членистоногих построены повторами этой же фразы TTAGGG (это эволюционно наиболее высококонсервативные структуры). У растений теломеры чуть длиннее на одну букву Т в начале (TTTAGGG). И только у реснитчатых простейших – инфузорий (*Tetrahymena*) – в теломерах используется иной текст – TTTTGGGG или TTGGGG (см. **Субтеломерные повторы**). Дистальная часть теломер характеризуется наличием G-обогащённого одноцепочечного участка 3'-цепи (длина его варьирует от 10–18 нуклеотидов у простейших до нескольких сотен у человека; у растений может быть различна в разных тканях). Считается, что одноцепочечный свободный 3'-конец в комплексе со специальными белками (TRF1 и TRF2) участвует в образовании теломерных петель. При этом свободный 3'-конец вытесняет одну из цепей ДНК, образующую петлю D (D-loop, где D от англ. *displace* – *вытеснять, замещать*), и формирует участок тройного комплекса, а сама теломера образует теломерную петлю (t-loop).

\*Один из таких *защитных* белков (ацетилазу) кодирует ген Gcn5. Функция белка связана с добавлением ацетильных групп к основной аминокислоте лизину, присутствующей в больших количествах в гистонах. Подавление активности этого гена приводит к гибели мышечные эмбрионы на ранних стадиях эмбриогенеза. Предполагают, что размер теломер определяет количество сидящих на них защитных белков, и чем они длиннее, тем дальше репликативное старение (см. **Старение клеток**).

\*\*В цитологии, в отличие от молекулярной биологии, *теломеры* – это концевые участки хромосом, видимые в световой микроскоп, и охватывающие довольно большие районы (миллионы пар оснований). На их важность в стабильности хромосом впервые обратили внимание в 1938 г. американские учёные Барбара Мак-Клинток и Герман Джозеф Мёллер. *Следует отметить, что любая из 92 теломер в каждой ядродержащей клетке человека (по две теломеры на каждую хромосому) характеризуется своей длиной, а базовая длина теломер задаётся ещё на раннем этапе эмбриогенеза во время так называемого нехарактерного всплеска теломеразной активности, в норме обеспечивающего потомство теломерами нужной длины.*

\*\*\*За выяснение механизмов функционирования “клеточного хронометра” американские учёные Элизабет Блэкберн (E. Blackburn), Кэрол Грейдер (Carol W. Greider) и Джек Шостак (Jack W. Szostak) получили в 2009 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине (см. **Теломераза**).

**Телотрофические яичники.** От греч. *têlos* – *результат, конец* и *trophē* – *питание*. Яичники, характерные для насекомых, в которых трофоциты образуют скопления возле каждого развивающегося ооцита и окружают область цитоплазмы ооцита, от которой отходят выросты, проникающие в фолликул.

**Телофрагма.** От греч. *têlos* – *результат, конец* и *fragma* – *перегородка*. Ультраструктура мышечного волокна на электронных снимках. Полоска Краузе. Обозначается как Т-полоска (T-band).

**Телофаза.** От греч. *têlos* – *результат, завершение, конец* и *phasis* – *появление*. Последняя фаза митотического деления ядра. Характеризуется завершением движения хромосом к полюсам клетки, деконденсацией большей части их материала до интерфазного состояния и формированием ядер дочерних клеток. События, происходящие в телофазе, принято считать обратными по развитию событиям профазы, с той только разницей, что в профазе содержание ДНК соответствует 4С, в телофазе в два раза меньше, т. е. 2С. В телофазе исчезает кинетохор, и разбираются нити веретена деления.

**Телохромосомы.** См. **Телоцентрические хромосомы**.

**Телоцентрические хромосомы.** От греч. *têlos* – *результат, завершение, конец* и лат. *centrum* < греч. *kentron* – *остриё*. Хромосомы с концевым расположением *центромеры* (хромосомы, не имеющие коротких плеч, как у акроцентрических хромосом). Например, в четвёртой

хромосоме у *Drosophila melanogaster* центромера располагается на одном из её концов. У дрожжей все хромосомы телоцентрического типа, т. е. у них на одном конце расположена *центромера*, а на другом – *теломера*. Телоцентрические хромосомы встречаются также у кузнечиков, а из позвоночных животных у ящериц. Отличительной особенностью телоцентрических хромосом является то, что в них присутствуют только две теломерные структуры (по одной в каждой хроматиде), по сравнению с четырьмя теломерными структурами, наличествующими в нетелоцентрических хромосомах. Отсюда следует, что в телоцентрических хромосомах центромера одновременно играет роль как *центромеры*, так и *теломеры*\*. Синоним – *телохромосомы*.

\*Следует отметить, что в норме *теломеры* и *центромеры* – это составные (состоящие из повторяющихся блоков) и перестраиваемые структуры хромосом. Именно поэтому физически разделившиеся фрагменты хромосом часто ведут себя как целые функциональные хромосомы, создавая новые теломеры и центромеры. Такое образование новых теломер, например, характерно для аскариды (*Ascaris lumbricoides*) после хромосомного разлома в процессе диминуции хроматина (Müller F. et al. Cell, 1991, v. 67, p. 815–822) (см. *Диминуция*).

**Тельсон.** От греч. *telson* – *граница, оконечность*. Концевой членик брюшка – анальная лопасть – часть тела (сегмент, которым заканчивается метамерное тело) у аннелид и членистоногих (ракообразных) (см. *Простомиум*).

**Тельца Белла.** Выросты наружной и внутренней ядерных мембран, содержащие нуклеоплазму. Возникают перед оплодотворением на поверхности ядер в яйцеклетках у папоротников.

**Тельца Берга.** Название особых зон в клетках печени, в которых находится (собран) гранулярный эндоплазматический ретикулум (гЭПР) (см. *Тигроид, Эргастоплазма*).

**Тельца Джемми (тельца Gem).** Субъядерные структуры, содержащие специфические белки и короткие РНК и присутствующие не во всех клетках. Возможно, их функции сходны с функциями телец Кахаля.

**Тельца Кахаля.** Субъядерные структуры (одна или несколько), часто располагающиеся вблизи ядрышек и содержащие факторы сплайсинга (малые ядерные и малые ядрышковые РНК (snRNA и snoRNA)). Представляют собой сайты посттранскрипционной модификации этих РНК и сборки РНП-частиц. Кроме того, эти тельца содержат белок *коилин*, отсутствующий в *спеклах* (см. *Спеклы*). Синоним – *спирализованные тельца*.

**Тельца Леви\*.** Белковые скопления (в виде кластеров), обнаруживающиеся с помощью специальной окраски в клетках “чёрной субстанции” (“*substantia nigra*”) при паркинсонизме, а также при некоторых видах когнитивных расстройств и деменций (например, при сочетании болезней Альцгеймера и Паркинсона). Образование телец

Леви связывают с дефектами в гене SNCA, кодирующем белок альфа-синуклеин, и с распадом микротрубочек (см. **Синуклеин**).

\*Названы в честь немецкого врача и патолога Фридриха Леви, открывшего их в 1912 г.

**Тельца РМЛ.** Особые ядерные субкомпарменты, содержащие, наряду с другими белками, специфический белок, обнаруженный впервые у больных, страдающих онкологическим заболеванием крови – *промиелоцитарным\** лейкозом (PML).

\*1. Промиелоцит (*promyelocyte*), или програнулоцит (*progranulocyte*) – стадия развития зернистого лейкоцита, представляющая собой переход между *миелобластом* и *миелоцитом*. 2. Крупная мононуклеарная клетка циркулирующей крови, характерная для миелолейкоза (промиелоцитарного лейкоза).

**Тельце Барра.** Компонент интерфазных ядер у самок млекопитающих (в равной степени также у женщин), выявляемый цитологически\*, и представляющий собой инактивированную (уплотнённую) X-хромосому, которая существует в виде глыбки полового или *гетеропикнотического* хроматина. Название дано в честь канадского цитолога Мюррея Барра, впервые обнаружившего в 1949 г. такие тельца в нейронах у кошек. В 1961 г. английский генетик Мери Лайон выдвинула гипотезу, получившую название “гипотезы Лайон”, или гипотезы “одной активной хромосомы”, предположив, что тельце Барра – это инактивированная X-хромосома. Механизм инактивации сглаживает разницу в количестве сцепленных с полом генов у самок и самцов\*\*. Инактивация одной из X-хромосом происходит на ранних стадиях зародышевого развития и сохраняется во всех последующих поколениях клеток. Из-за случайности процесса инактивации X-хромосом (отцовской или материнской) женщины являются генетическими мозаиками. Участок, выключающий X-хромосому, называется *X-инактивационным центром*, в котором локализован некодирующий ген *Xist*. Интересно отметить, что мыши с генотипом XO представляют собой нормальных плодовитых самок. Это доказывает, что для развития самки мыши необходима только одна активная X-хромосома. В то же время женщины с генотипом XO не вполне нормальны. Синоним – *половой хроматин* (см. **Компенсация дозы генов, Лайонизация, “Барабанные палочки”, X-инактивация**).

\*Инактивированная X-хромосома интенсивнее окрашивается основными красителями по сравнению с активной X-хромосомой.

\*\*Существование телец Барра является следствием механизма компенсации дозы генов, обеспечивающего функциональную эквивалентность двойного набора генов у самок одиночному набору тех же самых генов у самцов. Этот механизм, вообще, инактивирует все сверхчисленные X-хромосомы, что делает возможным существование женщин, имеющих до четырёх X-хромосом. (В действительности инактивированная X-хромосома не является полностью неактивной).

**Телум.** От лат. *telum* – *метательное оружие*. Концевой сегмент брюшка у насекомых.

**Температурный оптимум ферментов.** Температура среды, соответствующая наиболее благоприятному для роста организма интервалу.

**Темпоральный.** От лат. *temporalis* – *временный*. 1. Относящийся ко времени (временной). 2. Височный (*lobus temporalis*), относящийся к виску.

**Тенасцин.** От лат. *tenacis* – *тягучий, липкий* и греч. *protein* – *белок*. Буквально, тяжело отделяемый (англ. *sticky* – *липкий*) белок. Гликопротеин эмбрионального матрикса. Состоит из шести субъединиц, подобных субъединицам фибронектина. Образует связи с *фибронектином, синдеканом*, а также протеогликанами (*агреканом, бревиканом и версиканом*) внеклеточного матрикса (ВКМ). Играет важную роль в морфогенезе, модулируя пролиферацию, дифференцировку и миграцию эмбриональных клеток.

**Тендинит.** От греч. *tenon* (лат. *tendon*) – *сухожилие* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление сухожилия.

**Тензоры.** От лат. *tendere* – *натягивать, напрягать*. Напрягающие мышцы (эректоры).

**Тенеты.** От лат. *teneo* – *держу* (англ. *tent* – *навес*) и *net* – *сеть*. Ловчие сети пауков (попросту *паутина*), состоящие из шёлка. Шёлк, образующий радиальные нити тенеты, состоит из двух типов белков, определяющих его чрезвычайные прочность\* и эластичность. В структуре этих белков есть аморфные участки, способные к растяжению, в которые встроены два вида кристаллических участков (матриц в виде пластинок или кристаллитов), придающих нитям жёсткость и фибрилл, обеспечивающих прочность, и оба типа участков ориентированы вдоль волокна\*\*. Ловчие сети обладают способностью отражать ультрафиолетовый цвет, что защищает их от повреждения птицами. Интересно также отметить, что пауки, строящие сеть, реагируют только на добычу, попавшую в сеть.

\*Толщина паутины составляет от 0,1 до 0,03 толщины человеческого волоса (в среднем 1 мкм), а прочность в несколько раз выше прочности стали такого же диаметра. Канатом из паутины, толщиной с карандаш, можно буксировать океанский лайнер, а сетью из таких канатиков остановить летящий пассажирский самолёт!

\*\*Нити в узлах тенеты перекручены таким образом, что сеть демпфирует попадание в неё насекомых и, тем самым, сохраняет свою целостность.

**Тенииды.** От греч. *tena* – *нить* и *eidos* – *сходство, вид*. Семейство гельминтов – ленточных червей (цестод или цепней), паразитирующих в тонких кишках, мозгу и других органах\* у животных и вызывающих *тениидозы*; у овец признаком поражения центральной нервной системы является так называемая “вертячка”.

\*Личинки поражают печень, образуя *гидатидные кисты*.

**Тенорецептор.** От греч. *tenon (tendon) – сухожилие и рецептор.* Сухожильный рецептор, активирующийся при нагрузке на сухожилие.

**Тенториальный.** От лат. *tentorius (tentorium) – палатка, навес.* Относящийся к намету мозжечка.

**Тенториум.** От лат. *tentorius (tentorium) – палатка, навес.* Намёт мозжечка. Соединительнотканная пластинка (навес), отделяющая затылочные доли большого мозга от полушарий мозжечка. Синоним – *мозжечковый намет.*

**Теобромин.** От греч. *theobroma\** – буквально, *пища богов*, где *theos – Бог.* Производное пурина, алкалоид, содержащийся в чае и какао-бобах (*theobroma какао (сасао)*) и, соответственно, в шоколаде (на языке майя “чоколатль”)\*\*. Расширяет сосуды головного мозга и сердца, а также увеличивает просвет бронхов; обладает спазмолитическим и мочегонным действием.

\*Род вечнозелёных древесных растений тропической Америки семейства стеркулиевых, в состав которого входит и какао.

\*\*По представлениям индейцев человек, выпивавший чоколатль, становился “радужным мостом” между землёй и небом.

**Теория биохимической эволюции.** Предложена независимо друг от друга российским естествоиспытателем Ф. И. Опариным (1894–1980) и английским биологом Джоном Холдейном (1892–1964). В основе теории лежит предположение, что на ранних этапах развития Земли существовал длительный период, в течение которого абиогенным путём образовывались и накапливались органические соединения (“первичный бульон”), из которых позднее возникли первые примитивные организмы – *пробионты.*

**Теория биопоэза.** От греч. *bios – жизнь и poiesis – творчество.* Современная теория возникновения жизни на Земле, сформулированная в 1947 г. английским учёным Джоном Десмондом Берналом\* (1901–1971) на основе *теории биохимической эволюции.* Предполагает три основные стадии возникновения жизни: 1. Абиогенное возникновение органических мономеров (в 1953 г. американским биохимиком Стенли Ллойдом Миллером (Miller S. L.))\*\* было экспериментально доказано образование простых аминокислот, мочевины и молочной кислоты из смеси паров воды, аммиака, метана и водорода). 2. Образование биологических полимеров (прежде всего коротких цепей РНК, обладающих автокаталитическими свойствами). 3. Формирование мембранных структур, содержащих белково-нуклеиновые коацерваты, а затем и первичных организмов – *пробионтов* (см. **Происхождение жизни** в “Биологический энциклопедический словарь”, 1989, стр. 510).

\*В том числе сделал попытку объяснения хиральности биологических молекул.

\*\*Тогда ещё студентом, проводившим работу под руководством американского физика и химика Гарольда Клейтона Юри (Urey H. C., 1893–1981, Нобелевский лауреат 1934 г.).

**Теория сальтаций.** От лат. saltus – скачок, прыжок (вспомните, слово *сальто*) Теория, согласно которой эволюционный процесс видообразования протекает как крупные скачкообразные изменения в геномах.

**Теофиллин.** От греч. theos – Бог и phyllon – лист. Буквально, “божественный лист”. Алкалоид чая, производное пурина (1,3-диметилксантин), близкий по структуре к кофеину (триметилксантину) и потому обладающий способностью возбуждать ЦНС. Вазодиллятор, бронхолитик и сердечный стимулятор. Обладает также мочегонным и миорелаксирующим действием.

**Тераностика.** От сокращённых слов *терапия* и *диагностика*. Революционное направление в биомедицине, сочетающее в себе одновременно проводимые диагностику и лечение.

**Тератобластомы.** От греч. teratos (teras) – урод, уродство, чудовище, blastos – росток и oma – вздутие (опухоль). Опухоли, возникающие из эмбриональных клеток (см. **Тератомы**).

**Тератогены.** От греч. teratos (teras) – урод, уродство, чудовище и genan – породить. Агенты (факторы) химической, физической и биологической природы, вызывающие отклонения в развитии зародыша, приводящие к ненаследственным уродствам. Список таких агентов огромен; он включает также лекарственные средства, такие как сульфаниламиды, хинин и другие алкалоиды, антибиотики (тетрациклин, стрептомицин), противоопухолевые препараты, противозачаточные средства и др. (см. **Тератология**, **Талидомид**, **Фокомелия**).

**Тератогенетический период.** Период наибольшей чувствительности в развитии зародыша, в течение которого тератоген может вызвать уродство. В раннем эмбриогенезе тератогены чаще вызывают гибель зародыша и реже уродства. Как правило, формирование уродств (тератоморфов) под действием тератогенов с наибольшей вероятностью происходит в период органогенеза, а также в плодном периоде развития.

**Тератозооспермия.** От греч. teratos (teras) – урод, уродство, zoon – животное, sperma – семя и -ia – условия. Морфологические дефекты (нарушение формы) сперматозоидов, как морфологическая характеристика сперматозоидов в спермограммах (спермограммах) человека. У современных молодых мужчин до 95 % сперматозоидов имеют аномальную форму!, что сказывается на их подвижности и на их фертильности (см. **Олигоспермия**).

**Тератокарцинома.** От греч. teratos (teras) – урод, уродство, чудовище и karkinoma – раковая опухоль. Опухоль из мультипотентных эмбриональных клеток, которые могут дифференцироваться в разных направлениях. Чаще возникает в яичках (см. **Тератомы**). Синоним – *рак эмбриональный*.

**Тератология.** От греч. teratos (teras) – урод, уродство, чудовище. Наука, изучающая пороки развития (аномалии развития)

или *тератоморфы*). Ход развития организма подразделяется на два периода: *эмбриональный* (от начала дробления зиготы до конца 8-й недели) и *фетальный* (до рождения) периоды. Генетический ход развития плода чаще нарушается в эмбриональный период (так называемые, *эмбриопатии*) и реже в более поздний (плодный) период (*фетопатии*). Аномалии развития обычно обусловлены нарушениями *морфогенетических движений*, а также отсутствием или искажением *индуцирующих стимулов* (эмбриональной индукции\*) в процессе эмбриогенеза (см. **Тератогенетический период, Организм**). Наиболее типичны врождённые аномалии, возникающие в результате инфицирования плода в течение первого триместра беременности, поскольку в это время происходит закладка многих органов. Если под воздействием той или иной инфекции (например, цитомегаловируса, вируса краснухи) происходит *гибель тех или иных клеток-предшественников*, то это и приводит к врождённым аномалиям.

Все изменения в строении организма (в том числе уродующие, например, *слоновость* или *лимфодема* и *акромегалия*), возникающие после рождения (т. е. постнатально) к порокам развития не относятся.

\*Так у мутантных короткохвостых мышей линии *Danforth short tail* могут полностью отсутствовать почки, как результат отсутствия индуцирующего стимула в процессе эмбриогенеза.

**Тератомы.** От греч. *teras* (*teras*) – *урод, уродство* и *ома* – *вздутие, опухоль*. Особый тип опухолей, возникающих из *первичных половых* клеток (зародышевых клеток), которые превращаются в стволовые клетки тератомы. Тератомы – опухоли, которые могут содержать клетки всех типов эмбриональных тканей и представляют собой особый вид нарушений программы онтогенетического развития организма\*. Клетки тератомы могут дифференцироваться в самых разнообразных направлениях и формировать клетки и ткани многих типов, нередко в виде отдельных тканей и органов, состоящих из вполне дифференцированных (или им подобных) клеток, которые не имеют злокачественного характера. Иногда тератомы представляют собой беспорядочную смесь костей, зубов и волос, т. е. всего того, что в норме в этом органе не обнаруживается\*\* (см. **Эмбрионоподобные тела**). Обычно тератомы развиваются в яичниках или семенниках. Классический способ получения тератомы (тератокарциномы) заключается в подсадке тотипотентных (мультипотентных) эмбриональных клеток под капсулу семенников. Для увеличения злокачественности клеток тератомы их вводят в брюшную полость мышей и пересевают в течение длительного срока (годы). Эмбриологом из Филадельфии Беатрис Минц (B. Mintz) экспериментально была показана возможность дифференцировки опухолевых клеток во всех направлениях. В экспериментах проводили микроинъекции клеток в полость бластоцисты с последующей реплантацией эмбриона в матку мышей и при этом получали взрослых мышей (выживали 44% эмбрионов).

Синонимы – *тератобластома, тератома бластоматозная, тератоидная опухоль, эмбриоцитомы*.

\*Возможное возникновение тератом – одно из главных препятствий на пути широкого применения стволовых клеток (в том числе iPSC) в терапевтических целях (см. **Стволовые инициированные (индуцированные) клетки**).

\*\*В культуре идентифицировано не менее 10 типов дифференцированных тканей среди клеток тератомы семенников одной линии мышей, у которой тератомы семенников возникают довольно часто.

**Тергальные ямки.** От лат. *tergo* – *сзади, с тылу* (задняя сторона). Углубления на тергитах, например, у самцов тараканов, в которых накапливается секрет дорзальных желёз, содержащий гамофионы (см. **Гамофионы**) и поедаемый самками перед копуляцией.

**Тергиты.** От лат. *tergum* – *спина, спинка, хребет* < *tergo* – *сзади, с тылу* (задняя сторона). Анатомические структуры у насекомых – спинные полукольца или дорзальные (спинные) пластинки (*склериты*) покровной кутикулы (панциря) у членистоногих. Например, *тергиты* сегментов брюшка у речного рака (см. **Стерниты**).

**Терии.** От греч. *thēria* < *thērion* – *зверь* (англ. *bestia*). Настоящие звери (млекопитающие). Примитивные живородящие млекопитающие появились ещё в триасе (около 200 млн. лет назад) или в ранней Юре (180 млн. лет назад), по-видимому, от пантотериев (трёхбугорчатых, *Trituberculata*) – вымерших млекопитающих, произошедших от синапсидных тетрапод (см. **Синапсидный**). В юрском периоде (возможно, в его середине – 174–164 млн. лет назад) общий ствол дерева млекопитающих разделился на две ветви – ветвь однопроходных (яйцекладущих) млекопитающих и ветвь настоящих зверей, включающую сумчатых и плацентарных животных (см. **Эутерии, Сумчатость**). В начале мелового периода (145 млн. лет назад) млекопитающие почти сформировали свой современный облик, отличаясь высокой скоростью роста, активным метаболизмом, особым типом многофункциональных моляров (трибосфенических моляров)\* и большим головным мозгом с развитыми сенсорными органами. Сравнительный анализ ДНК современных видов животных также показал, что общий предок плацентарных существовал уже в меловой период, в эпоху расцвета динозавров. Стремительное (в течение каких-то 0,5 млн. лет) развитие териев началось только после астероидной катастрофы\*\* (редкого импактного\*\*\* события, случившегося в конце мелового периода 65 млн. лет назад), которая стёрла с лица Земли около 75 % видов и полностью – динозавров, и освободила экологические ниши для млекопитающих.

\*От лат. *molaris* – *жерновой* < *mola* – *жёрнов* – коренные зубы. Трибосфенические моляры (истирающие моляры) – коренные зубы, у которых выступы на поверхности верхнечелюстных моляров совпадают с углублениями на поверхности нижнечелюстных моляров.

**\*\*В** науке получила широкое признание гипотеза астероидной катастрофы (от которой на полуострове Юкатан в Центральной Америке остался громадный кратер Чиксулуб, диаметром ~180 км)\*\*\*\*, приведшей к вымиранию динозавров и очень многих видов других живых существ.\*\*\*\*\* Гипотеза принадлежит американскому геологу из Калифорнийского университета (расположен в Беркли, пригороде Сан-Франциско) Уолтеру Альваресу (Walter Alvarez et al., Science, 1980), открывшему в итальянской провинции Умбрия иридиевую аномалию. Интересно отметить, что в 2017 г. были получены данные, говорящие о том, что на восстановление богатства жизненных форм (как флоры, так и фауны) потребовалось около 4 млн. лет.

\*\*\*От англ. impact – удар, столкновение.

\*\*\*\*Или Чиксулуб? (получил название от расположенной здесь деревни народа майя). Подсчитано, что астероид имел диаметр ~14 км (иногда говорят, что астероид был размером с Лондон!), и его падение привело к освобождению энергии, равной 5–10 млрд. атомных взрывов над Хиросимой! Контуры кратера “выявляются” располагающимися по дуге на юго-востоке Юкатана пресноводными пещерными колодцами (глубокими провалами), которые называются синотами.

\*\*\*\*\*Вымирание было обусловлено не только термическим воздействием раскалённой атмосферы и пожарами, возникшими сразу после падения космического тела, а позднее последовавшим голодом, обусловленным гибелью наземной растительности (почти повсеместно на планете прекратился фотосинтез из-за блокирования запылённой атмосферой солнечного излучения). Недавно было установлено, что большую часть динозавров убили попавшие в атмосферу в виде пыли сульфаты, поскольку, как оказалось, в месте падения астероида в горных породах практически исчез весь гипс ( $\text{CaSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ ).

**Териология.** От греч. thērion – зверь и logos – наука. Раздел зоологии, изучающий млекопитающих (зверей). Синонимы – *маммология, маммалиология.*

**Терминали.** От лат. terminalis (англ. terminal) – *конечный, относящийся к концу, границе* (terminus – *предел, конец*). Например, конечные структуры аксона – терминали аксона (axon terminals) или *нейроподии.*

**Терминальная избыточность.** От лат. terminus – *пограничный знак* (terminatum – *определять границы, ограничивать*). Термин для обозначения одних и тех же повторяющихся последовательностей, расположенных на концах хромосом, например, “хромосомы” фага.

**Терминальная трансфераза.** Фермент, присоединяющий однотипные нуклеотиды к 3'-концам молекул ДНК. Синоним – *концевая трансфераза.*

**Терминальный.** От лат. terminalis – *конечный, относящийся к концу* (процесса, жизни, заболевания). Конечный. Например, *терминальная дифференцировка* клеток, когда они окончательно утрачивают

способность к пролиферации в нормальных условиях (перитонеальные лейкоциты, ядродержащие эритроциты птиц, адипоциты).

**Терминаторные технологии.** Генно-инженерные технологии, направленные на производство стерильных семян (семян-самоубийц) различных продовольственных культур. Их применяют транснациональные компании, такие как, например, “Монсанто” для извлечения максимальной прибыли. К тому же, это беспринципный способ глобального доминирования на рынке продовольствия. Следует также подчеркнуть, что ГМО-технологии препятствуют сохранению биологического разнообразия.

**Терминаторы.** От лат. terminator – *ограничитель*. Регуляторные последовательности в ДНК (элементы), отвечающие за прекращение транскрипции. Другими словами, участки ДНК, на которых останавливается транскрипция (синтез РНК) и цепь РНК освобождается от ДНК, а РНК-полимераза соскакивает с ДНК. У прокариот различают терминаторы двух типов: 1. Терминаторы I-типа, в которых коровая РНК-полимераза самостоятельно осуществляет терминацию. Они состоят из инвертированных повторов, расположенных за 16–20 п.н. до точки терминации, в результате чего транскрипт может образовывать терминирующую шпильку. Инвертированные повторы замыкаются последовательностью из 4–8 АТ-пар, на которой синтезируется 3'-ОН концевой U-повтор. Обычно терминаторы типа-I называются *ρ-независимыми*. 2. Терминаторы типа-II нуждаются в специальном белковом *ρ*-факторе, имеющем домены связывания с РНК и АТР. Эти терминаторы называются *ρ-зависимыми*.

**Терминин.** От лат. terminus – *предел, конец*. Маркёр стареющих клеток – белок с М.м. 57 kDa.

**Терминирующие кодоны.** Один из трёх кодонов (триплетов) UAA, UAG и UGA, вызывающих обрыв (терминацию) трансляции. Эти кодоны носят также образные названия, связанные с историей их открытия. Кодон UAA называется *охра*, кодон UAG – *амбер*, или “янтарный-кодон” и кодон UGA – *опал\**. Синонимы – *стоп-кодоны, нонсенс-кодоны, бессмысленные кодоны*.

\*От англ. ochre – *охра* (от греч. ochros – *бледный, жёлто-красная краска*), амбер – *янтарь* (от англ. amber – *янтарь, жёлтый (свет сфетора)*) и opal – *опал* (драгоценный поделочный минерал, от лат. opalus – *камень*). У небольшого числа низших организмов *опал-кодон* является кодирующим.

**Терминирующие факторы.** Факторы, способствующие узнаванию стоп-кодонов и освобождению синтезированной полипептидной цепи. Синоним – *освобождающие факторы*.

**Терминация.** От лат. terminatio – *установление границ, завершение, окончание*. Процесс окончания биосинтеза макромолекулы (завершение полимеризации мономеров). В частности, процесс окончания репликации,

транскрипции или трансляции. Обычно заканчивается разборкой синтезирующих макромолекулярных комплексов.

**Терминус.** От лат. *terminus* – *пограничный камень, межевой знак*. Участок ДНК, на котором заканчивается репликация.

**Термиты.** От лат. *termes* (*termitis*\*) – “*никогда не умирающий червь*”. Отряд общественных (колониальных) тропических и субтропических насекомых, разделённых на касты (крылатые и бескрылые особи). Строят подземные и надземные гнёзда – термитники. Полифаги, способны усваивать древесину. Отличительной особенностью *термитов* является постоянная *копрофагия* между особями, т. е. поедание экскрементов друг друга, а также анальных выделений королевы-самки и короля-самца, что, с одной стороны, облегчает усвоение питательных веществ из такой трудноперевариваемой пищи, как древесина, а, с другой, позволяет заселять кишечный тракт симбиотическими жгутиконосцами, переваривающими целлюлозу. Анальные выделения половозрелых особей содержат также вещества *эпагоны*, подавляющие развитие половой системы у остальных членов семьи. Термиты весьма устойчивы к высоким концентрациям углекислого газа.

\*Также лат. *termitis* – *ветвь, побег*.

**Термогенин.** От греч. *thermos* – *тёплый* (*terme* – *тепло, жар*) и *genan* – *порождать*. Природный разобщающий агент\*, с которым связан термогенез (процесс образования тепла). Представляет собой управляемый протонный канал в митохондриях адипоцитов бурового жира. Другими словами, *термогенин* – это разобщающий митохондриальный белок, осуществляющий перенос протонов через внутреннюю мембрану митохондрий, который в клетках бурой жировой ткани рассеивает существующий в норме протонный градиент (в адипоцитах бурой жировой ткани протоны возвращаются в матрикс митохондрий без участия АТФ-синтазы). При этом энергия протонного градиента рассеивается в виде тепла. Поэтому в бурой жировой ткани образуется много тепла и ей принадлежит ведущая роль в термогенезе. Термогенин кодируется геном *UNC1*, экспрессирующимся на высоком уровне в адипоцитах бурой жировой ткани (см. **Жир бурый**).

\*Вещества, которые функционально разъединяют сопряжённые процессы окисления и фосфорилирования в митохондриях (к ним относится, например, переносчик протонов *2,4-динитрофенол*), и, тем самым, повышают продукцию тепла (повышают температуру тела).

**Термоклеистогамия.** От греч. *therme* – *тепло, жар*, *kleistos* – *запертый* и *gamos* – *брак*. Процесс самоопыления цветков, не раскрывшихся из-за неблагоприятных температурных условий.

**Термоны.** От греч. *terma* – *остановка, финиш*. Вещества, от которых зависит пол у некоторых простейших.

**Термотаксис.** От греч. *thermos* – *тёплый* и *taxis* – *расположение по порядку*. Реакция организма на тепловые воздействия. Например,

положительный термотаксис – перемещение микроорганизма по направлению к теплу.

**Термотропизм.** От греч. *thermos* – *тёплый* и *tropos* (*trope*) – *поворот*. Перемещение организма или его частей (например, листьев у растений) в направлении или от источника тепла.

**Термофилы.** От греч. *thermos* – *тёплый* и *philia* – *склонность* (*phileo* – *люблю*). В общем смысле, теплолюбивые организмы. В частности, микроорганизмы, температурный оптимум роста которых находится в пределах 40–60 °С. К ним относятся, например, некоторые штаммы *Bacillus* и *Clostridium*, вызывающие саморазогревание непросушенного сена и компоста. Организмы, растущие при 55–80°С, называют *экстремально термофильными*, а растущие выше 75°С – *гипертермофильными* (см. **Кальдоактивные микроорганизмы**). По-видимому, термофильные микроорганизмы – обитатели геотермальных источников – самые древние живые существа на планете. Ещё до возникновения высокоэнергетических нуклеотидов (в первую очередь АТФ) они использовали энергию неорганического пирофосфата, для синтеза которого были все условия в горячих вулканических источниках. Синоним – *термофильные* организмы.

**Термофиты.** От греч. *thermos* – *тёплый* и *phyton* – *растение*. Теплолюбивые растения.

**Терновер.** От англ. *turnover* – *кругооборот, оборачиваемость, обмен, обновление*. Название, данное процессу обновления (кругооборота) макромолекул (белков, РНК) и фосфолипидов мембран, включающему их деградацию и ресинтез. По сравнению с пролиферирующими клетками для покоящихся клеток характерен повышенный *терновер* макромолекул.

**Терновник.** Собирательное название растений с колючками (несущих шипы). Синонимы – *тёрн, терник, волчцы, репейник* (репей).

**Терофиты.** От греч. *theros* – *лето* и *phyton* – *растение*. Растения с коротким вегетационным периодом (растения “благоприятного сезона”), жизненный цикл которых от семени до семени совершается в течение одного сезона. Переживают неблагоприятные для вегетации сезоны (засуху, зиму) в виде семян. К терофитам относятся однолетние травы, характерные для степей, пустынь и полупустынь\*, а в умеренной лесной зоне – главным образом полевые сорняки.

\*Однолетники, теряющие все части тела, кроме семян, в неблагоприятное для развития время года. В пустынях встречаются терофиты с очень быстрой вегетацией, которым хватает всего несколько недель, чтобы вырасти, зацвести и дать семена.

**Терпеноиды.** От греч. *terebinthinos* – *терпентиновое дерево* и *eidos* – *сходство, вид*. Общий термин, использующийся для обозначения широкой группы органических соединений – углеводов, в которую входят *терпены\**, *фитол, каротиноиды, каучук, гутта*, а также *убихиноны, пластохиноны* и *витамин К*.

\*К терпенам относятся камфора, ментол, гераниол, пинены, терпинеол, цитраль. Терпены содержатся не только в соке хвойных растений (живице), но и в эфирных маслах. Очень перспективными для клинической медицины считаются пентациклические тритерпеноиды содержащиеся в больших количествах в берёсте, и обладающие широким спектром биологических свойств, включая антибактериальные, противовирусные, жаропонижающие, противоопухолевые и ранозаживляющие (см. **Бетулин, Ингибиторы созревания**).

**Терпены.** От греч. *terebinthinos* – *терпеновое дерево*. Органические соединения углеводородной природы, содержащиеся в смоле хвойных деревьев. Выделяются с помощью процесса *экзоцитоза*. Игруют защитную роль, поскольку токсичны для насекомых. Смола, хвойных деревьев, выделяющаяся при глубоком ранении коры, называется *терпентином* или живицей.

**Терраподы.** От лат. *terra* – *земля* и греч. *podos (pes)* – *нога*. Общее название всех сухопутных ящеров.

**Терруарный.** От лат. (итал.) *terra* – *земля, почва*. Термин, предполагающий, что потребительские качества растительного продукта – вкус, аромат зависит не только от сорта растения, но и от места его произрастания – склона холма, особенностей микроклимата, и других природно-климатических обстоятельств (особенно это характерно для винограда, что отражается на качестве получаемого из него вина).

**Теста.** От лат. *testa* – *черепаха, черепок (кувшина)*. 1. В ботанике, семенная кожура. 2. В зоологии, панцирь скорлупа, раковина (конха), щиток.

**Тест на канцерогенность.** Определение канцерогенности веществ. Обычно применяют два основных теста: 1. Индукцию роста фага в лизогенных бактериях и 2. Появление мутантов в нелизогенных культурах\*. В основе обоих тестов лежит первичное событие, происходящее после повреждения ДНК, – индукция экспрессии генов (бактериальных или индукция фага) (см. **SOS-ответ**).

\*Этот подход лежит в основе известного теста Эймса на канцерогенность.

**Тестикулы.** От лат. *testiculus* – *яичко, семенник*. Мужские половые органы семенники. Существует множество других названий. Например, греческие – *didimus* (эпидидимус), *orchis* (отсюда, возник термин *крипторхизм*); еврейские – бейца, бейцала; английские – *balls*; славянские (устар.) – ятра, ядра, муло, мулята.

**Тестостерон.** От лат. *testiculus* – *яичко, семенник*. Стероидный мужской половой гормон (17-гидрокси-4-андростен-3-он). Наиболее важный из андрогенов, наряду с антимюллеровым гормоном, контролирующим развитие и функции половых желёз (семенников, тестикул, яичек). В процессе онтогенеза отвечает также за развитие вторичных мужских половых признаков\* и, к сожалению, подавляет активность иммунной системы. Образуется в интерстициальных клетках

семенников (клетках Лейдига), а также корой надпочечников (в сетчатой зоне) и, возможно, в небольших количествах в яичниках у женщин. (При поликистозе яичников у женщин иногда наблюдается высокий уровень тестостерона в крови, приводящий к гипертрихозу. Так появляются бородатые женщины.) Под действием фермента 5-альфаредуктазы I и II типов\*\* тестостерон превращается в активную форму – *дигидротестостерон* (ДГТ) (см. **Дигидротестостерон**). Именно он проявляет андрогенные эффекты, особенно выраженные в предстательной железе, и обуславливающие её рост\*\*\*. Кроме того, тестостерон оказывает очень сильное влияние на мозг мужчины (его половую дифференциацию по мужскому типу), определяя в большей или меньшей степени психофизические стереотипы мужского поведения\*\*\*\*. В процессе эмбриогенеза запуск синтеза тестостерона напрямую зависит от гена SRY, локализованного в Y-хромосоме (см. **Y-хромосома, Клетки Лейдига**).

\*Развитие мускулатуры, характер волосяного покрова и огрубение голоса у мужчин. После 60-ти лет уровень тестостерона в крови у мужчин неуклонно снижается, что изменяет соотношение мышечной массы и массы жира в теле в пользу жира. (На самом деле уровень сывороточного тестостерона начинает постепенно снижаться после 30–40 лет, а уровень глобулина, связывающего половые стероиды, напротив, повышается. Это и приводит к снижению уровня физиологически активного тестостерона.)

У петуха насыщенный красный цвет гребня или у тетерева-косача надбровные красные складки означают высокий уровень тестостерона в крови.

\*\*Конкурентным ингибитором альфа-редуктазы является *финастерид* – синтетическое азастероидное соединение, применяемое в клинической практике под названиями *альфафинал* и *пенестер*.

\*\*\*Доброкачественная форма роста (гиперплазия) предстательной железы, приводящая к возникновению аденомы, обусловлена превращением тестостерона в ДГТ.

\*\*\*\*Возможно, что дефекты этой дифференциации и приводят к возникновению гомосексуальной ориентированности в половом поведении некоторых мужчин. Установлено, что у гениальных женщин в крови больше тестостерона. Также показано, что на женщин, находящихся в климактерическом периоде, тестостерон оказывает омолаживающее воздействие.

**Тетания\***. От греч. tetanos – *конвульсивное напряжение, оцепенение, судорога*. Длительные, болезненные и очень сильные сокращения скелетных мышц – судороги, при некоторых патологических состояниях, например, при дефиците паратгормона (а также кальция, магния и витамина D). Основной причиной возникновения тетании при дефиците паратгормона является резкое снижение уровня кальция в крови до 4,5–5,0 мг% (при норме 9,0–11 мг%) (см. **Столбнячный токсин (СТ), Тетаноспазмин, Тетанус**).

\*Описаны случаи тетании, при которой мышцы ломают собственные кости.

**Тетаноспазмин.** От греч. tetanos – *конвульсивное напряжение* и spasmus – *судорога*. Токсин столбняка (см. **Столбнячный токсин (СТ)**).

**Тетанус.** От греч. tetanos – *судороги, конвульсивное напряжение, оцепенение* (англ. convulsive tension). Сильное и длительное сокращение мышечного волокна или всей мышцы, если на них действуют ритмические раздражения с такой частотой, что их эффекты суммируются (другими словами, *тетанус* – это суммация одиночных раздражений, тонические спазмы). Различают зубчатый и гладкий тетанус. Сердечная мышца (миокард), в отличие от скелетных мышц, не может отвечать на частые раздражения суммацией одиночных сокращений; она, как функциональный синцитий, реагирует сокращением всех волокон по закону “всё или ничего”. Судороги характерны для столбняка. Вызываются инфекционным агентом – столбнячной палочкой *Clostridium tetani*, вырабатывающей нейротропный токсин *тетаноспазмин*, поражающий ЦНС (см. **Столбнячный токсин (СТ)**, **Тетаноспазмин**, **Тетания**). Судороги могут быть вызваны и другими ядами, например, стрихнином (токсический *тетанус*).

**Тетацин.** Комплексон (хелатон), использующийся в клинической практике как эффективный антидот при свинцовой интоксикации –  $\text{CaNa}_2$  ЭДТА (см. **Трилон Б**, **Хелатон**).

**Тетрада.** От греч. tetra (tetrados, tetras) – *четыре*. Комплекс из двух гомологичных хромосом диплоидного организма, из которого при мейозе образуются четыре хромосомы.

**Тетраплоид.** От греч. tetra (tetrados, tetras) – *четыре*, ploos – *кратность* и eidos – *сходство, вид*. Форма полиплоидии, при которой число хромосом соответствует двум диплоидным наборам.

**Тетраподы.** От греч. tetra (tetrados, tetras) – *четыре* и podos (pes) – *нога*. Общее название обширной группы наземных позвоночных, от амфибий до млекопитающих, имеющих четыре ноги. В течение долгого времени родоначальниками тетрапод считались вышедшие на сушу кистеперые рыбы (к которым относится единственный сохранившийся род, состоящий из нескольких видов латимерий, отряда целокантообразных). Расшифровка и анализ генома латимерии (*Latimeria chalumnae*), обитающей у восточного и южного побережья Африки, показал, что кистеперые рыбы не являются родоначальниками тетрапод. Предшественниками тетрапод, скорее всего, могут быть двоякодышащие рыбы, отряда двулёгочникообразных, расшифровка генома которых пока проблематична.

**Тетрасомия.** От греч. tetra (tetrados, tetras) – *четыре* и soma – *тело*. Изменения в кариотипе клетки, при котором одна из хромосом учетверена, в то время как все остальные соответствуют нормальному диплоидному набору.

**Тетрахимениум.** От греч. tetra (tetrados, tetras) – *четыре* и hymen – *плёнка*. Предустьевой аппарат у круглоресничных инфузорий, облегчающий поглощение пищи. Он состоит из трёх коротких мембранелл и одной более длинной мембраны (см. **Цирри**).

**Тетрациклины.** От греч. tetra (tetrados, tetras) – *четыре* и kyklos – *круг, кольцо*. Название получили из-за того, что в молекуле присутствуют четыре замкнутых шестичленных кольца. Группа антибиотиков, в которую входят *тетрациклин*, *хлортетрациклин* (ауреомицин\*, биомицин) и *окситетрациклин* (террамицин\*\*). Представляют собой антибиотики широкого спектра действия, активные в отношении возбудителей многих заболеваний (действуют как на грамотрицательные, так и грамположительные микроорганизмы). Воздействуют на рибосомы, подавляя биосинтез белка (трансляцию) и нарушают обмен магния.

\*Получил название из-за золотисто-жёлтой окраски (от лат. aurum – *золото*) и выделен из культуры актиномицета *Actinomyces aureofaciens* (в первом кольце молекулы один из атомов водорода замещён атомом хлора).

\*\*Образуется актиномицетом *Streptomyces rimosus* и является производным тетрациклина, у которого в третьем кольце молекулы один атом водорода заменён оксигруппой, откуда и возникло название *окситетрациклин*.

В 1980 г. биоархеолог Джордж Армелагос из Университета Эмори, США (*George Armelagos*, Emory University) обнаружил, что в костях древних нубийцев (в том числе в костях 4-х летнего ребёнка), живших в начале первого тысячелетия н. э. на территории нынешнего Судана, присутствует тетрациклин в количествах, которые говорят о том, что эти люди принимали его внутрь регулярно. Источником тетрациклина считают пиво, которое древние пивовары готовили из солодового сусла, содержащего *стрептомицеты*, продуцирующие тетрациклин. Отсюда сделан вывод, что лекарственные терапевтические средства, созданные на основе эмпирического подхода, могли использоваться человечеством задолго до возникновения современной лекарственной медицины.

**Тетродотоксин (тетродоксин, TDX)\*.** От названия отряда костистых рыб (*Tetraodontiformes* – четырёхзубообразных), где греч. tetra (tetrados, tetras) – *четыре*, odontos – *зуб* и toxikon – *яд*. Нейротоксин рыб – представителей семейства кузовковых – иглобрюхов и, в частности, рыбы фугу\*\*. Яд содержится, главным образом, в коже, в печени, в яичниках и, соответственно, в икре рыбы. Представляет собой специфический блокатор потенциал-зависимых натриевых каналов (яд обладает высокой тропностью к натриевым каналам нервных клеток и представляет собой соединение аминопергидрохиназолина с гуанидиновой группой, которая “застревает” в устье натриевого канала). Тетродоксин – это агент, приводящий к *альтерации* нервного волокна (от лат. alteratio – *изменение*, т. е. повреждение под воздействием внешнего фактора). Яд блокирует передачу импульсов в аксонах преганглионарных холинергических

нервных волокон и соматических двигательных нервов, что приводит к параличу ЦНС. Клинически отравление проявляется гипотензией, рвотой, тяжёлой диареей и параличами скелетной мускулатуры. В первую очередь, страдает дыхательный центр\*\*\*. Яда, полученного из одной особи рыбы фугу, достаточно для того, чтобы убить 30 человек. Синоним (японск.) – яд *току*.

Блюда, приготовленные из рыбы фугу, вызывают чувство онемения, покалывания и жжения во рту. Обед, включающий блюда из рыбы фугу, японцы называют “обедом со смертью”, цена которого составляет 146 долларов США. Для истинных гурманов также готовят яичники рыбы гомофугу по особому секретному рецепту, существующему уже более 200 лет. Для детоксикации продукта проводят его заквашивание и вымачивание в солёной воде в течение 2 лет. В клинической медицине яд фугу используют для снятия наркотической зависимости. В вудизме шаманы используют этот нейротоксин для зомбирования людей, через процедуру “мнимой смерти” (обездвиживания, безволия и полной потери памяти). Для этой цели готовят настой из рыбы, определённых видов червей и трупного материала человека, которым опаивают обречённых.

\*Токсин образуют некоторые скалозубовые рыбы, у которых зубы слиты в режущие пластинки, а также синекольчатый осьминог и тритоны (у калифорнийского тритона яд содержится в икре). Тетродотоксин могут синтезировать бактерии, поэтому предполагается, что животные получают яд от бактерий-симбионтов кишечника.

\*\**Fugu (Takifugu) rubripes*; её также называют *бурым скалозубом*, *северной рыбой-собакой* и *рыбой-шаром (Sphaeroidos rubripes)*. Рыба фугу имеет самый малый (компактный) из уже секвенированных геномов позвоночных (всего 400 Мб; для сравнения у *Drosophila melanogaster* 165 Мб), который содержит наименьшее количество повторяющихся последовательностей, сохраняя при этом практически все обычные гены позвоночных. Интересно отметить, что яд синекольчатого австралийского осьминога подобен яду иглобрюхов.

\*\*\**Тетродотоксин* связывается с Р-петлями *селективного фильтра* потенциал-зависимых натриевых ионных ( $\text{Na}^+$ ) каналов (Nav 1,7), обеспечивающих генерацию и распространение потенциала действия в нейронах и их отростках (см. **Сигнатурная последовательность**).

**Технология Brainbow.** От англ. brain – *мозг* и rainbow – *радуга*. Новейшая цветовая технология микроскопирования, соединившая воедино новые флуоресцентные красители и генетические методы окрашивания клеток мозга (методы генетической модификации), с помощью которой каждый тип нейронов приобретает свой собственный цвет. При этой технологии световая микроскопия, соединённая с методами цифровой обработки данных, возрождается на совершенно новом уровне, превращаясь в виртуозную, филигранную технику, позволяющую вживую увидеть тончайшие биологические структуры (например, выявлять

ход отдельных аксонов через “хитросплетения” нервной сетей) и даже проследить пути перемещения отдельных белковых молекул. Новые виды микроскопии: двухфотонная микроскопия, конфокальная микроскопия, дисковая сканирующая конфокальная микроскопия, микроскопия с волоконно-оптической подсветкой, широкопольная микроскопия.

**“Тёмный геном”.** Понятие, отражающее присутствие в геномах эукариотических организмов особых некодирующих последовательностей, предназначение которых изначально было неясным (тёмным), откуда и произошло название (по аналогии с “темной материей”). Первоначально эти последовательности получили множество эпитетов: избыточная ДНК, бессмысленная ДНК, балластная ДНК, молчащая ДНК, спящая ДНК, эгоистичная ДНК, паразитическая ДНК\* и, наконец, мусорная или хламовая ДНК (англ. *junk DNA*). Постепенно становится ясно, что эта избыточная ДНК принимает участие в регуляции активности генов и может быть ассоциирована со многими патологическими процессами. Результаты проекта под названием ENCODE\*\* показали, что почти 50 % генома человека составляют регуляторные последовательности (“выключатели” и “включатели” генов), а также различные сигнальные системы. К ним относятся последовательности ДНК, играющие роль “дорожных знаков” и “указателей”, с которыми *специфически связываются* различные сигнальные белки и, прежде всего, транскрипционные факторы. Отсюда следует, что процесс эволюции высших эукариот идёт путём усложнения в первую очередь регуляторных областей генома, не слишком (или совсем не) затрагивая структурные гены, кодирующие белки\*\*\* (см. **Эволюция**). Синоним – *темновой геном*\*\*\*\*

\*Эгоистичной эту ДНК назвал Френсис Крик, за то, что она не вносит никакого вклада в фенотип, но для своего воспроизведения требует значительных ресурсов клетки (см. **“Эгоистичная” ДНК**).

\*\*Аббревиатура от англ. *Encyclopedia of DNA Elements* – Энциклопедия элементов ДНК.

\*\*\*Логично предположить, что по этой же причине в самых разных сферах человеческой деятельности неуклонно нарастает численность управленческого аппарата. Вспомните замечание Дейла Карнеги по поводу увеличения численности аппарата Адмиралтейства после Второй мировой войны при одновременном снижении числа кораблей английского флота в 3 раза.

\*\*\*\*Термин впервые появился в журнале Science в статье E. Pennisi, 2010, *Shining a light on the genome's “dark matter”*.

**Тиакремонон (Thiocremonone).** Сульфид чеснока, блокирующий антиапоптотические гены *Bcl-2*, *COX-2*, *XIAP*, *iNOS*, *cIAP/2* и активирующий проапоптотические гены *BAX*, *PARP*, а также ген каспазы 3.

**Тиамин.** От греч. *teion* – *сера* и *амин\**. Водорастворимый витамин В<sub>1</sub> (группы В). Впервые был кристаллизован из отрубей риса и был использован в терапии заболевания, получившего название *бери-бери*. В современной медицине широко используется в комплексной терапии различных заболеваний (например, в составе препарата комплигам В), таких как невриты, невралгии, радикулиты, периферические параличи, энцефалопатии, дистрофия миокарда, дерматозы нейрогенного происхождения, пиодермии, экземы, псориаз. В виде фосфорнокислого эфира (тиаминпирофосфата\*\*) входит в состав фермента пируватдекарбоксилазы, расщепляющей пировиноградную кислоту на уксусный альдегид и СО<sub>2</sub>. Тиаминпирофосфат также входит в состав ферментов, катализирующих окислительное декарбоксилирование кетокислот. Наиболее богаты тиамином зерновые продукты (отруби и зародыши) (см. **Витамины**). Разрушается ферментом тиаминазой\*\*\*. Синонимы – *аневрин*, *Б-прим*.

\*Единственный амин из всех известных витаминов. Поскольку тиамин был первым, название *витамины* – “жизненные амины”, обладая особой выразительностью, успешно прижилось.

\*\*Кокарбоксилазы.

\*\*\*Тиаминазы много в рыбе. Поэтому при исключительном питании рыбой может возникнуть дефицит витамина В<sub>1</sub>.

**Тигеллум.** От лат. *tigillum* – *маленькая балка, брус*. Укороченный стебель.

**Тигместезия.** От греч. *thigma* – *прикосновение* (англ. *touch*) и *aisthesis* – *чувствительность*. Осязательная чувствительность.

**Тигмотаксис.** От греч. *thigma* – *прикосновение* (англ. *touch*) и *taxis* – *порядок расположения*. Реакция организма, возникающая при контакте с твёрдым телом. Форма *баротаксиса*.

**Тигроид.** От слова *тигр* и *eidos* – *сходство, вид* (внешний). Своеобразная композиция элементов гранулярной эндоплазматической сети (ретикулума) нервных клеток, придающая им полосатость, напоминающую шкуру тигра. Выявляется вокруг ядра нейрона при окраске метиленовым синим, как хроматофильное вещество\*. Синоним – *тигроидное вещество* (см. **Эргастоплазма**).

\*Было открыто немецким гистологом Францем Нисслем (F. Nissl, 1860–1919) и называется также *тельца Ниссля*.

**Тидемановы железы.** Анатомические образования у иглокожих, расположенные поверх околотротового амбулакрального кольца. В ткани тидемановых желез образуются новые амёбоидные фагоциты, восполняющие потерю фагоцитов\*, нагруженных вредными веществами (конечными продуктами метаболизма) и покидающих тело морской звезды (обычно через кожные жабры). Синоним – *тидемановы тельца*.

\*У иглокожих отсутствует выделительная система как таковая, поэтому фагоциты частично играют роль органов выделения. При этом

значительная часть конечных продуктов обмена откладывается в тканях звезды (главным образом в коже), в виде окрашенных зёрен.

**Тиксотропия.** От греч. *tixis* – *касаюсь* (англ. touching), *tropos* – *поворот* и *-ia* – *условия*. Свойство некоторых гелей, например, гелей с малоустойчивыми трехмерными сетями разжижаться при встряхивании (терять структурированность твёрдой фазы и переходить в золь). Разрушение структуры геля может происходить под влиянием механического воздействия: удара, встряхивания, непрерывного давления, тангенциальной силы резания и т. д.

**Тилакогены.** От греч. *tilatio* (*thylaxion*) – *сумка, мешок* и *genan* – *порождать*. Вещества, вызывающие реактивное разрастание соединительной (фиброзной) ткани в области локализации паразита. Такие новообразования могут иметь самую разнообразную форму и гистологическое строение. Их называют *зооцецидиями*, *галлами* или *тилациями* (см. **Тилации**).

В литературе существует некоторая терминологическая путаница. Термин “зооцецидии” не следует применять для галлов животных, так как цецидиями обычно называют галлы растений, которые делят на “зооцецидии”, вызываемые животными-паразитами и “фитоцецидии”, вызываемые растениями-паразитами, грибами или бактериями.

**Тилакоиды.** От греч. *tilatio* (*thylaxion*) – *сумка, мешок* и *eidos* – *сходство, вид*. Буквально, *мешковидные*. 1. Система трубчатых, пластинчатых, или, наконец, сферических цистерн (пузырьков), локализованных в клеточном матриксе прокариотических клеток, способных к фотосинтезу (у зелёных, пурпурных и цианобактерий). Представляют собой структурированные “впячивания” плазматической мембраны. В функциональном отношении тилакоиды эквивалентны *пластидам* растений, а в бесцветных бактериальных клетках – *митохондриям* эукариот. К другим сложно-структурированным впячиваниям плазматической мембраны бактерий относятся *мезосомы* (см. **Мезосомы**).

2. В хлоропластах растительных клеток система ламеллярных структур в виде уплощённых мешочков (цистерн), окрашенных в зелёный цвет за счёт присутствия хлорофилла. Выделяют длинные *тилакоиды стромы*, представляющие собой сетевидные переплетённые выросты внутренней мембраны, которыми от края до края пронизаны хлоропласты. Вокруг них группируются плотно упакованные тилакоиды гран, которые образуются из накладывающихся друг на друга выростов стромальных тилакоидов (как стопки монет). Все тилакоиды образуются из складок внутренней мембраны хлоропластов.

**Тилации\***. От греч. *thylaxion* – *сумка, мешок*. Реактивные разрастания тканей животных, вызванные различными паразитами, такими как сосальщики, ленточные черви, нематоды, моллюски, насекомые, ракообразные и некоторыми комменсалами. Различают *зоотилации*, вызываемые животными-паразитами и *фитотилации*, вызываемые

грибами или бактериями (см. **Тилакогены**). Тилации отличаются от простых соединительнотканых капсул, образующихся вокруг инородных тел, своим довольно сложным и специфическим строением, характерным для каждого вида паразита. Синоним – *галлы животных* (по аналогии с галлами растений).

\*Гермин предложил в 1889 г. французский зоолог А. Жиар.

**Тиминовые димеры\***. Спаренные ковалентными связями два тиминового основания. В ДНК, облучённой ультрафиолетом, в участках со смежными тиминами, возникают аберрации, получившие название *timiновые димеры*. Они не могут спариваться с аденином и потому нарушают спиральную структуру ДНК. Если димеры не будут устранены, то спаренные основания не смогут выполнять роль матрицы и при новом раунде синтеза ДНК на этих местах окажутся пропуски (см. **ДНК-полимераза I, Репарация**). Синонимы – *фотодимеры тимина, тиминового сшивки*.

\*От греч. di – два и meros – часть.

**Тимозин**. От лат. thymus (греч. thymos) – *тимус* (вилочковая железа) и en-zyme – *фермент, закваска*. Гемопоэтический фактор роста, вырабатываемый тимусом, и действующий на клетки-предшественники (см. **Эпикард**).

**Тимозин-β4**. От лат. thymus (греч. thymos) – *тимус* и греч. en-zyme – *закваска, фермент*. Полипептид, содержащий 43 аминокислотных остатка (< 5 kDa), служащий в клетках позвоночных сильным ингибитором спонтанной полимеризации актина, поскольку способен связывать свободные мономеры актина (глобулярный или, иначе, G-актин) с образованием комплекса в соотношении 1:1. Тем самым, тимозин β4 предотвращает рост существующих филаментов, сохраняя цитозольный пул АТФ-актина для быстрой индуцированной элонгации (см. **Профилин и Спектрины**).

**Тимопоэтин**. От лат. thymus (греч. thymos) – *тимус* (вилочковая железа), poiesis – *творчество* < poieo – *делаю* и греч. protei**n** – *белок*. Фактор роста – образуется и функционирует в одном и том же органе – тимусе. Он синтезируется в эпителиальных клетках тимуса, а функционирует в тимоцитах. В клинической практике *тимопоэтин* используют для увеличения числа “боеспособных” Т-клеток, прежде всего, при терапии опухолевых заболеваний.

**Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович\*** (1900–1981). Великий русский учёный (генетик и эволюционист, основоположник радиобиологии и радиоэкологии), генератор идей и учитель. В довоенные годы работал в Институте Кайзера Вильгельма в Берлине, где руководил отделом генетики. Этот период его жизни известен через знаменитую “Зелёную тетрадь”, имевшую подзаголовок “Работа трёх мужчин”, коими были ученик Нильса Бора Макс Дельбрюк\*\*, физик Циммер и сам Тимофеев-Ресовский. Содержимое тетради подвигло австрийского физика-теоретика Эрвина Шрёдингера\*\*\* (1887–1961) к написанию широко

известной в своё время книги “Что такое жизнь с точки зрения физика”, 1944 г.

\*См. также книгу Д. А. Гранина (наст. фамилия Герман) “Зубр” о Тимофееве-Ресовском.

\*\*Нобелевская премия 1969 г. за открытие явления рекомбинации у бактериофагов (совместно с Альфредом Дей Хёрши и Сальвадором Лурия). М. Дельбрюк и С. Лурия были учителями Джеймса Уотсона.

\*\*\*Нобелевская премия 1933 г. совместно с П. А. М. Дираком.

**Тимоцит.** От лат. *thymus* (греч. *thymos*) – *тимус* (вилочковая или зобная железа) и греч. *kytos* – *клетка*. Клетка-предшественник тимусзависимых Т-лимфоцитов, опосредующих клеточный иммунный ответ. Тимоциты развиваются в зобной железе (тимусе).

**Тимпанический звук.** От названия греческого ударного музыкального инструмента – *тимпан*. Звук, выявляемый при *перкуссии*.

**Тимус (thymus).** От лат. *thymus* < греч. *thymos* – *бородавчатый нарост* (англ. *warty excrescence*). Лимфоидный, раздвоенный по форме орган\*, расположенный в верхне-переднем средостении позади грудины чуть выше сердца. Является важнейшей частью иммунной системы человека. Тимус резко увеличивается в размерах после рождения и достигает максимума в 13 лет, а затем в период полового созревания начинается его инволюция\*\*. После 60-ти лет тимус полностью замещается жировой тканью. Необходим для нормального развития иммунной системы (место образования и “воспитания” Т-лимфоцитов – их “университет”). Синонимы – *тимусная железа, вилочковая, зобная или загрудинная железа*.

\*Обычно состоит из двух неодинаковых частей, соединённых общей соединительно-тканной капсулой. Соединительная ткань разделяет также части органа на дольки 0,5-2 мм, содержащие мозговое и корковое вещество. В тимусе клетки, образующие его строму, имеют эпителиальное происхождение (см. **Стромальные клетки**).

\*\*После окончания пубертатного возраста начинается инволюция органа и замещение лимфоидной ткани на жировую ткань (формируются *адипоциты*). Половые гормоны действуют на тимус антагонистически и запускают процесс его инволюции.

В 2007 г. в Японии экспериментально был создан искусственный лимфатический узел, наподобие природного тимуса мыши, из которого взяли две группы клеток – стромальные клетки, создающих основу (каркас) органа, и дендритные – участвующие в иммунном ответе. При подсадке мышам искусственный узел привлёк в свой состав антиген-специфические В– и Т–лимфоциты, циркулирующие в организме мыши-реципиента, предварительно иммунизированной безвредным антигеном. Затем такие узлы трансплантировали иммунодефицитным мышам, которым вводили тот же антиген, и получили активную наработку лимфоцитов, нейтрализующих чужеродные молекулы. Так была показана перспективная возможность восстановления функциональной иммунной

системы человека при иммунодефицитных состояниях, например, при СПИДе, а также при лечении рака.

**Тинкториальный.** От фр. *tingo, tinctum* – *окрашивать* (англ. *to dye*). Относящийся к окрашиванию, окраске, красильный. *Тинкториальные* свойства гранул лейкоцитов (гранулоцитов) позволяют их подразделять на нейтрофилы, базофилы и эозинофилы.

**Тинктура.** От лат. *tinctura* – *настойка*. Спиртовая или водно-спиртовая настойка (вытяжка) лекарственного вещества.

**Тиннитус.** От лат. *tinnitus* – *звон, бряцанье* (*tinnito* – *звенеть*). Медицинский термин, обозначающий **звон в ушах**, возникающий, например, при повреждении слухового нерва, токсических поражениях организма, при артериальной гипертензии и нарушении базилярного кровообращения, характерном для шейного остеохондроза. На самом деле главная причина *тиннитуса* – гипоксия, вызванная теми или иными состояниями. Например, при перегреве организма происходит расширение кровеносных сосудов головы и в результате может возникнуть звон в ушах. Этот звон возникает без источника постороннего звука и обусловлен состоянием головного мозга, компенсирующим возникающую потерю слуха. Интересно отметить, что мозг создавая тиннитус, обладает и способностью его ликвидировать.

**Тиоктовая кислота.** От греч. *teion (theion)* – *сера*. Содержащая серу незаменимая аминокислота (см. **Липоевая кислота (lipoic acid)**).

**Тип.** От греч. *typos* – *отпечаток, образец, форма*. Крупное подразделение царства животных или растений; в один тип объединяют группы организмов, имеющих, как предполагается общее происхождение. Интересно отметить, что примерно 700 млн. лет назад почти одновременно возникли все типы животных.

**Типсы.** От англ. *tips* – *кончики* (*tip* – *тонкий конец, верхушка*).  
1. Нераспустившиеся чайные почки белого цвета (бай-хоа), из которых китайцы готовят “белый чай”. 2. Пластиковые наконечники для пипеток (профессиональный жаргон).

**Тирамин\***. От греч. *tyros* – *сыр* и *амин*. Декарбоксилированный тирозин – симпатомимитический биогенный амин, содержащийся в наибольших количествах в сырах, пиве, сухом вине и фасоли. Образуется также в процессе бактериального гниения в толстом отделе кишечника. Обладает выраженным гипертензивным действием\*\*. Механизм действия связан с освобождением катехоламинов из тканевых депо (см. **Фенамин**).

\*Систематическое название – *пара-оксифенилэтиламин*.

\*\*Приём ингибиторов моноаминоксидазы (ипразид, ниаламид) на фоне потребления пищевых продуктов и напитков, содержащих тирамин, может приводить к гипертоническим кризам с тяжёлыми последствиями. Механизм связан с торможением реакции детоксикации (окислительного дезаминирования) тирамина.

**Тиреоглобулин.** От греч. *thyroidea* – *щитовидная железа* и лат. *globulus* – *шарик* (глобулины – простые белки). Белок с М.м. 670 kDa –

основной компонент коллоида фолликулов щитовидной железы, являющийся главным молекулярным депо йода (в виде йодированных остатков аминокислоты тирозина).

**Тиреотоксикоз.** От греч. *thyreos* – *щит* (*thyreoeides* – *щитовидный*) и *toxikon* – *яд, отравление*. Патологическое состояние организма, вызванное заболеванием щитовидной железы и обусловленное повышением её функции (избыточным количеством тиреоидного гормона). Часто вызывается эмоциональным стрессом.

**Тиреотропный гормон.** От греч. *thyreos* – *щит* (*thyreoeides* – *щитовидный*) и *trapos* – *поворот*. Гликопротеиновый гормон передней доли гипофиза, повышающий распад тиреоглобулина и выход тиреоидных гормонов из их депо в железе в кровь. Усиливает также поступление йода в клетки щитовидной железы и синтез тиреоидных гормонов, вызывает увеличение числа железистых клеток щитовидной железы. Выделение тиреотропных гормонов регулируется ядрами гипоталамуса. Синонимы – *тиротропин*, *тироид-стимулирующий гормон*.

**Тирозин.** От греч. *tyros* – *сыр*. Природная  $\alpha$ -аминокислота – компонент большинства белков.

**Тирокальцитонин.** От греч. *thyreos* – *щит*, кальций, *tonus* – *напряжение* и *protein* – *белок*. Полипептидный гормон, секретируемый парафолликулярными клетками щитовидной железы и вызывающий гипокальцемию за счёт уменьшения резорбции остеокластами костной ткани.

**Тироксин.** От греч. *thyreos* – *щит*. Тиреоидный гормон щитовидной железы, образующийся в клетках фолликулов и накапливающийся в форме комплексного соединения с белком *тиреоглобулином* (йодированные остатки аминокислоты *тирозина*). При гидролизе специальной протеиназой тирозин высвобождается и конденсируется в эпителиальных фолликулярных клетках в *тироксин*, который поступая в кровь, связывается с белками-переносчиками –  $\alpha$ -глобулинами плазмы крови. Такие же комплексы образует и другой гормон *трийодтиронин*. В тканях тиреоидные гормоны превращаются в *трийодтироуксусную* кислоту, активирующую окислительные процессы в митохондриях. Интересно отметить, что главным потребителем тироксина в организме человека является печень. Гормоны щитовидной железы отвечают также за формирование миелиновых оболочек растущего и созревающего головного мозга. Именно поэтому недостаток йода в растущем организме ребёнка приводит к кретинизму (см. **Кретинизм**). Синонимы: 3,3',5,5'-*тетрайодтиронин*, (T<sub>4</sub>).

**Тиролиберин.** От греч. *thyreos* – *щит* и *liber* – *свободный*. Нейрогормон гипоталамуса, способствующий освобождению тиреотропных гормонов. Синоним – *тиротропин-рилизинг-гормон*.

**Тиротрицин.** Антибиотик, продуцируемый культурой бактерий штамма ATCC 8185 *Bacillus brevis*.

**Титин (тайтин).** От греч. имени Titan\* и protein – белок. Фибриллярный белок актомиозинового комплекса, похожий на нитку бус, участвующий в мышечном сокращении и связывающий (“заякоривающий”) миозиновые (толстые) протофиламенты с Z-диском\*\*. Обеспечивает пассивную эластичность скелетных мышц. Это самый большой белок у человека (белок гигант), содержащий 27000 аминокислотных остатков (М.м. около 3 MDa). Ген титина содержит 234 экзона! Синоним – *коннектин*.

\*Титанами в древнегреч. мифологии называли гигантов (исполинов) – детей Урана (Неба) и Геи (Земли), вступивших в борьбу с Зевсом за обладание небом, и сброшенных за это в Тартар. Один из сынов Геи носил имя Титий.

\*\*В состав Z-дисков (Z-зоны, Z-полосы) входят белки  $\alpha$ - и  $\beta$ -актинин, *виментин* и *десмин*.

**Тиф.** От греч. typhos – *копоть, помрачённое сознание* (stupor – *оцепенение*). Общее название для ряда острых инфекционных заболеваний (брюшной и сыпной тиф). Возбудитель тифа – риккетсии. Сыпной тиф сопровождается тяжёлой лихорадкой, папулярными высыпаниями на коже и расстройством сознания, вследствие поражения ЦНС, сосудов и сердца. Переносчиком сыпного тифа является эктопаразит человека *платяная вошь*. Чаще встречаются две основные формы тифа – *эпидемический* (сыпной, вызывается *Rickettsia prowazekii*) и *эндемический* (блошинный, вызывается *Rickettsia typhi*) тиф\*. Существуют также клещевой тиф (отличается наличием природного резервуара возбудителя – грызуны → клещи), спорадический тиф и тропический тиф. Синоним сыпного тифа – *лагерная лихорадка*.

\*Эндемический сыпной тиф (иначе, крысиный тиф) передаётся блохами, в экскрементах которых содержатся риккетсии, а человек заражается, расчёсывая укусы. Не исключается заражение и при вдыхании пыли, содержащей риккетсии.

**Тифлит.** От греч. typhlos – *слепой* (typhlon – *слепая кишка*, лат. cecum) и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление слепой кишки.

**Тифлозоль.** От греч. typhlos – *слепой* (typhlon – *слепая кишка*, лат. cecum) и нем. Sol < лат. solvo – *освободить*. Желобовидное впячивание в полость средней кишки, расположенное на её дорсальной стороне и ориентированное вдоль органа. Анатомическая особенность пищеварительного тракта у дождевых червей, увеличивающая переваривающую и всасывающую поверхность кишечника. *Тифлозоль* имеет свой собственный кровеносный сосуд.

**“Тихое бешенство”.** Заболевание, вызываемое особым штаммом вируса бешенства. Протекает без традиционной симптоматики\*, проявляясь только высокой температурой, болями в позвоночнике (шее и пояснице) и в ногах. Даже при лечении часто приводит к смерти. Считается, что возможным носителем вируса бешенства являются летучие

мыши – вампиры, у которых вследствие стресса\*\* (так называемой “звуковой агрессии”), вызванного хозяйственной деятельностью человека, латентная форма вируса бешенства активируется. Традиционное место локализации вируса бешенства – слюна, с которой он неизбежно передаётся укушенным людям.

\*Вирус обычного бешенства, которым заражаются от собак, лис и других диких животных даёт 70–80 % смертность.

\*\*Стресс активирует в колонии мышей вирус бешенства, который обычно существует в латентной форме.

**Ткань\*** (англ. **tissue**). Форма “социальной” и функциональной организации клеток в организме, его тонкая внутренняя архитектура, или структура. Ткани возникают в процессе эмбрионального развития организма (гистогенеза)\*\* и обычно рассматривается как системы клеток и их производных, характеризующихся общими морфо-физиологическими свойствами. Однако не для всех тканей свойственно сходство строения и общность происхождения составляющих их клеток. Интересно отметить, что большинство клеток, полученных путём деления тканей, могут вновь объединиться в ткань без дополнительной информации. Необходимо также отметить, что довольно трудно дать точную дефиницию понятия *ткань*. Ткань – это всегда взаимодействие клеток друг с другом, без которого нельзя понять поведение клеток и характер их дифференцировки. Классификация тканей была предложена в 1857 г. немецким гистологом Францем Лейдигом (F. Leydig, 1821–1908), в соответствии с которой все ткани подразделяются на четыре типа: 1. Эпителии. 2. Опорно-трофические (соединительные) ткани. 3. Мышечные ткани. 4. Нервную ткань. Внутри каждого типа тканей обнаружены различные подтипы, отличающиеся морфологическими и функциональными свойствами.

\*Термин *ткань* (*texture – строение*, от лат. *texere – ткать*) был введён французским хирургом Vichat при описании его концепции различных текстур человеческого организма.

\*\*Многие ткани и органы, как позвоночных, так и беспозвоночных животных образуются из клеточных клонов, однако образование тканей отличается от образования клеточных колоний. Интересно отметить, что самая быстрорастущая ткань – это кожа рогов благородных оленей.

**Тканевые гормоны.** Гормоноподобные вещества, обладающие паракринным, а возможно и эндокринным механизмом действия. К ним относятся *простагландины*, *простациклины* и *тромбоксаны*. Обнаружено, что сердце также вырабатывает полипептид, стимулирующий выведение почками натрия, и получивший название *предсердный натрий-уретический фактор*, а почки вырабатывают гормон под названием *ренин* (от греч. *ren – почка*) с протеазной активностью, который превращает *ангиотензиноген* ( $\alpha$ 2-глобулин, синтезируемый в печени) в декапептид *ангиотензин I*. Под действием следующей пептидазы, содержащейся в крови и лёгких, и называемой *ангиотензин превращающим ферментом*

(АПФ), декапептид превращается в октапептид – *ангиотензин II*. Синоним – *гистогормоны*.

**Т-киллеры.** От англ. killer – *убийца*. Разновидность цитотоксичных Т-лимфоцитов (CD-8 Т-клеток), которые несут на своей поверхности специфические рецепторы Т-клеток (РТК), распознающие антигены чужеродных клеток и обеспечивающие прикрепление клеток-киллеров к клеткам-мишеням. Цитотоксические клетки также синтезируют интерлейкин-5 (IL-5), стимулирующий пролиферацию и дифференцировку В-лимфоцитов.

**Т-лимфоциты.** Общее название клеток иммунной системы Т-хелперов, Т-киллеров и Т-супрессоров (см. **Лимфоциты**).

**Тогавирусы.** От лат. toga – *гражданская верхняя одежда у древних римлян* и virus. Семейство оболочечных РНК-содержащих сферических вирусов из группы *арбовирусов*, включающее роды *альфавирусов* (арбовирусы группы А, антигенная группа А), *флавирусов* (арбовирусы группы В, антигенная группа В), *рубивирусов* (вирус краснухи) и *пестивирусов* (вирусы болезни слизистых оболочек). Вирион диаметром от 40 до 70 нм, имеет внешнюю фосфолипидную оболочку, окружающую нуклеокапсид. Геном представлен одной одноцепочечной позитивной инфекционной молекулой РНК с М.м.  $4 \times 10^6$  Да, кодирующей три-четыре главных вирусных полипептида. Размножаются в цитоплазме клеток членистоногих, рептилий, птиц и млекопитающих и отделяются почкованием (см. **Альфавирусы** и **Флавирусы**). К тогавирусам относится, например, вирус чикунгуя, вызывающий одноимённую лихорадку, для которой характерны внезапно возникающая острая гриппоподобная лихорадка и боли в суставах, главным образом, боль в лучезястных и голеностопных суставах (см. **Чикунгуя**).

**Токология.** От греч. tokos – *роды* и logos – *наука*. Раздел медицины, охватывающий различные аспекты родовспоможения (наука о проведении родов). Синоним – *акушерство* (практическая токология).

**Токолотия.** От греч. tokos – *роды, появление потомства*, лат. nota – *знак* и -ia – *условия*. Относительная стерильность, которая возникает в силу вторичных факторов (см. **Стейролотия**). Синоним – *конъюгационная стерильность*.

**Токоферол (Т).** От греч. tokos – *роды, потомство*, phere – *несу* (“приносящий плоды”, или “приносящий дитя”) и лат. oleum – *масло*. Неофициальное название жирорастворимого витамина Е. Входит в группу соединений с хромановым циклом и существует в нескольких формах\* (в зависимости от структуры молекулы, например, в эту же группу входит *метилованный токотриенол*, или *метилованный токол*). Такие соединения содержатся только в растениях (например,  $\alpha$ -токоферол ( $\alpha$ -Т, *5,7,8-триметилтокол*) получают из проростков пшеницы). Токоферол в буквальном смысле повышает плодовитость животных и является одним из важнейших природных антиоксидантов, защищающих ненасыщенные липиды клеточных мембран. Токоферолу также

приписывают противораковые свойства. В 2013 г. было показано, что одна из форм токоферола ( $\gamma$ -токоферол), подавляет в клетках рака предстательной железы активность протеинкиназы В (*Akt*), обеспечивающей выживаемость опухолевых клеток. Только структура, присущая гамма-токоферолу, позволяет ему эффективно связываться с протеинкиназой *Akt*. При этом токоферол буквально привлекает другой белок PHLPP1, относящийся к опухолевым супрессорам, и запускающий инактивацию протеинкиназы *Akt*. В результате рост опухоли приостанавливается. Синоним – *витамин E*.

\*Для токоферола известно 8 стереоизомеров; из них одна форма ( $\gamma$ -токоферол) встречается только в натуральных продуктах питания. В синтетических же препаратах присутствует в основном  $\alpha$ -токоферол, который снижает уровень наиболее полезного  $\gamma$ -токоферола.

**Токсемия.** От греч. *toxikon* – *яд* и *haema* – *кровь*. Состояние организма, при котором токсины находятся в крови. Они могут поступить извне или образоваться в самом организме.

**Токсикоз.** От греч. *toxikon* – *яд* и *-osis* – *состояние*. Явление общего отравления организма, например, *токсикоз беременных*.

**Токсин плотных контактов (Zot).** От лат. *zonula occludens toxin* – *токсин запирающего пояса*. Так называется некое вещество, обладающее способностью разрыхлять плотные контакты между энтероцитами слизистой оболочки кишечника, увеличивая их проницаемость для пептидов и даже белков (в частности для белка клейковины злаковых *глютена*) (см. **Зонулин, Целиакия**).

**Токсины.** От греч. *toxikon* – *яд*. Вещества, способные вызывать отравление и гибель животных и человека. К ним относятся белковые токсины змей\*, древесных лягушек, пауков\*, морских улиток-конусов\* и анемон\*, а также гликозиды, алкалоиды и сапонины растений, бактериальные токсины (например, дифтерийный и ботулинический). Предполагается, что существует не менее 20 млн. различных токсических веществ природного происхождения. В то же время хорошо изучены только около 500 природных токсинов. Одним из сильнейших ядов считается токсин стрекательных клеток – *нематоцистов*, расположенных в щупальцах у некоторых представителей отряда кубомедуз, токсичность которого в 50 раз выше, чем у яда гремучей змеи и в 150 раз выше, чем у яда пчелы-убийцы\*\*. Но ещё большей токсичностью обладают яды некоторых видов древесных лягушек. Природные яды, как правило, многокомпонентные субстанции, содержащие вещества, которые могут быть использованы также как лекарственные средства при лечении тяжелейших недугов. Следует отметить, что яды не только убивают и обездвиживают, яды могут “консервировать” поражённый организм. Именно это происходит с тараканом, ужаленным маленькой осой, в результате чего таракан становится её марионеткой и продовольственным складом для её потомства.

Производные термины – *токсический* (эффект), *токсичность* (способность оказывать вредное влияние). Следует отметить, что токсическими эффектами обладают и вещества растений – *антифиданты* (см. **Антифиданты, Антитоксины**).

\*Яды, продуцируемые этими организмами, относятся к группе ядов, представляющих собой своеобразные комбинаторные “библиотеки”, содержащие множество физиологически активных олигопептидов (коротких пептидов). Так яды некоторых пауков содержат до тысячи видов таких пептидов, специфически действующих на различные рецепторы, в том числе и болевые. В настоящее время на основе специфических соединений, содержащихся в природных ядах, ведутся разработки новых типов обезболивающих препаратов.

\*\*Ядом одной кубомедузы, который парализует сердечную мышцу, можно убить 60 человек.

**Токсоиды.** От греч. *toxikon* – яд и *eidos* – *похожий, вид*. Буквально, похожие на токсины, “как бы токсины”. Токсины, потерявшие свои патогенные свойства, но сохраняющие иммуногенность, вследствие чего могут использоваться для профилактической иммунизации, как антигены. Например, ботулинический токсин используется для иммунизации организма человека от патогенного воздействия нативного токсина ботулизма.

**Токсокароз.** От названия рода нематод *Toxocara* и греч. *-osis* – *состояние*. Паразитарное заболевание обычное для собак, которое вызывается “собачьей аскаридой” (*Toxocara canis*) и протекает с поражением глаз. Для личинок характерна парентеральная (по сосудистому руслу) миграция. Токсокары способны инфицировать и человека (синдром *larva migrans*)\*. Синоним – *токсокариазис*.

\*Мигрирующих личинок.

**Токсоплазма.** От греч. *toxop* – *арка, дуга, лук* (оружие), *plasma* – *нечто оформленное* и *-osis* – *состояние*. Вид простейших организмов – внутриклеточных паразитов, широко распространённых среди позвоночных животных, включая человека. Конечный этап жизненного цикла – половой процесс токсоплазмы всегда протекает в кишечнике у различных видов кошачьих и приводит к образованию *ооцист*. Тканевые цисты формируются в организмах других животных (в том числе и человека), которые инфицируются от кошек. Возможна трансплацентарная передача паразита – пренатальная инфекция, вызванная заражением в матке (*in utero*), что приводит к поражению головного мозга и глаз (может закончиться смертью ребёнка) (см. **Токсоплазмоз, Тахизоиты**).

Токсоплазмы способны изменять поведение хозяев, например, заражённых крыс и мышей, которые перестают бояться кошек (“эффект бесстрашия”) и, напротив, перемещаются туда, где они есть (их привлекают кошачьи *феромоны*, и в то же время они не чувствуют запах кошачьей мочи, который в норме вызывает у мышей и крыс страх).

При этом, кажется, крыса не болеет, иначе она не будет съедена. Скорее всего, и люди, заражённые токсоплазмой, изменяют своё поведение, по крайней мере, становятся заторможенными, и, в результате, например, водители чаще попадают в автомобильные аварии и гибнут в них. В противном случае паразиту, как он “думает”, не вырваться из оков человеческого организма. Интересно также отметить, что заражённые мужчины становятся рассеянными и неряшливыми, а женщины, напротив, маниакально чистоплотными, и у них также возрастает сексуальная активность и привлекательность.

**Токсоплазмоз.** От греч. *toxop* – арка, дуга, лук (оружие), *plasma* – нечто оформленное и *-osis* – состояние. Паразитарное заболевание, вызываемое простейшими организмами рода токсоплазма, например, *Toxoplasma gondii* (внутриклеточными паразитическими амёбами), клетки которых имеют вид полумесяца, откуда и возникло название. Токсоплазмы передаются человеку от животных (преимущественно кошек). Клинические проявления заболевания многообразны, но главными являются *хориоретинит*\* и *увеит* (см. **Увеит**). Возможны также головокружение, расстройство пищеварения и рвота\*\*. Заболевание распространено практически во всём мире. Представляет смертельную угрозу для пациентов, страдающих различными иммунодефицитными синдромами, включая СПИД. Установлено, что мыши, заражённые токсоплазмой, “плохо убегают” от кошки (“эффект бесстрашия”) и, тем самым, паразит с большим успехом передаётся кошке. Считается также, что токсоплазмы и их цисты, попавшие в мозг, “переделывают” и психику заражённого человека. Это один из примеров удивительного биологического феномена, когда паразит может управлять хозяином. Оказалось, что паразит, даже после полного излечения, каким-то образом оказывает долговременное влияние на поведение грызунов и, возможно, человека (см. **Токсоплазма, Тахизоиты**).

\*Воспаление сосудистой оболочки сетчатки глаза (от греч. *chorigion* – оболочка и лат. *retina* – сетка).

\*\*Носителями токсоплазм являются почти треть человечества. Показано, что почти 25 % взрослых американцев уже заражены *Toxoplasma gondii* с бессимптомным или лёгким течением заболевания. В то же время паразит способен вызывать врождённые дефекты головного мозга и глаз у детей при заражении им беременных женщин, а также спонтанные аборт.

**Toll-белок.** Рецепторный белок, участвующий в регуляции развития эмбриона у дрозофилы (в процессах дифференцировки сегментов тела в направлении от задней части к передней). Кроме того, этот полифункциональный белок участвует в работе иммунной системы и защищает мушку от грибковых инфекций. Показано, что один участок молекулы toll-белка совпадает с внутренним сегментом молекулы рецептора интерлейкина-1 (IL-1) человека. Рецепторные белки, похожие

на Toll-белок, обозначают как TLR (от 1 до 10, поскольку обнаружено 10 вариантов таких рецепторов) и называют Toll-подобными рецепторами.

**Toll-подобные рецепторы (Toll-like receptor, TLR, ТЛР)\*.** Обширное семейство поверхностных рецепторов макрофагов, дендритных и тучных клеток, относящихся к так называемым “образ-распознающим” рецепторам. Они отличаются малой специфичностью и распознают различные микробные компоненты (лиганды, принадлежащие к определённому классу соединений\*\*), а также эндогенные продукты и запускают внутриклеточные сигналы, активирующие транскрипционные факторы, ответственные за синтез провоспалительных цитокинов, которые, в свою очередь, и определяют тип иммунной реакции организма на инфекцию. (Относятся к факторам, играющим ключевую роль в запуске механизмов как неспецифической защиты, так и приобретённого (адаптивного или специфического) иммунитета от вирусов и бактерий.) Семейство Toll-рецепторов состоит из I- и II-подгрупп\*\*\*, а также подгруппы сигнальных адаптеров, изменяющих функциональную специфичность основных рецепторов (см. **Аттенуатор (аттенюатор), Адаптерные белки**). Мутации в генах рецептора приводят к неспособности иммунной системы справиться с интервенцией чужеродных агентов (см. **Иммунитет, Образ-распознающие рецепторы**).

\*Название рецепторов говорит о том, что они похожи на Toll-рецепторный белок дрозофилы.

\*\*Липополисахариды (ЛПС), липопептиды, РНК или ДНК.

\*\*\*Представители подгруппы-I принадлежат к иммуноглобулиноподобным рецепторам, поскольку содержат Ig-подобный домен и связывают некоторые интерлейкины (IL-1, II-1P9, II-18). Подгруппу-II называют LRR, и эти рецепторы связывают липополисахариды. (См. Dunne A., O’Neill N. A. The interleukin-1 receptor/Toll-like receptor superfamily. Science’s stke. [www.stke.org/cgi/content/full/sigtrans;2003/173/re3](http://www.stke.org/cgi/content/full/sigtrans;2003/173/re3).)

**Толерантность.** От лат. *tolerantia* – *терпимость* < *tolero* – *переносить, терпеть*. В общем смысле – ослабление эффектов воздействия токсических соединений на организм (привыкание). Наиболее частой причиной толерантности является увеличение активности ферментов, обезвреживающих токсины (хотя есть и другие причины). Выделяется также *иммунологическая толерантность*, т. е. неспособность организма в ответ на контакт с чужеродным агентом, действующим как антиген у других людей, образовывать антитела. Толерантность может возникнуть при воздействии на организм очень больших доз антигена. Толерантность к компонентам собственного организма основана на приобретаемой ещё до рождения способности отличать “своё” от “чужого”. Такая толерантность контролируется клетками Т-супрессорами. Изучение аллофенных мышей показало, что иммунологическая толерантность – это явление в значительной степени обусловленное процессами эмбрионального развития, а не просто

выражение генотипа животного (см. **Аллофенность**). Синонимы – *иммунологический паралич, иммунологическая “неотвечаемость”*.

**Толерогены.** От лат. *tolerantia* – *терпимость* и греч. *genan* – *порождать*. Антигены, вызывающие при определённых условиях введения специфическую толерантность организма.

**Томография.** От греч. *tomos* – *часть, слой, срез*, *grapho* – *пишу* (*graphein* – *писать*) и *-ia* – *условия*. Метод трёхмерного послойного сканирования тела (структур, органов, головного мозга) с затенением всех слоёв, кроме слоя, необходимого для визуализации. На основании серии изображений послойных срезов компьютером\* строится трёхмерное изображение изучаемой структуры. Относится к морфометрическим методам. Существуют несколько типов томографии: 1. Компьютерная томография (СТ). 2. Позитронно-эмиссионная томография (PET). 3. Одиночных фотонов эмиссионная компьютерная томография (SPECT). 4. Ядерно-магнитно-резонансная томография. Синонимы – *планография* (*planography*), *планиграфия* (*planigraphy*), *стратиграфия*, *ламинография*, *рентгенотомография*, *биотомия*.

\*От лат. *computare* – *учитывать*.

**Тонзиллит.** От лат. *tonsilla* – *миндалевидные железы* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление нёбных миндалин различной этиологии.

**Тонзиллярный.** От лат. *tonsilla* – *миндалевидные железы*. Относящийся к нёбной миндалине (скоплению лимфоидной ткани).

**Тонопласт\*.** От греч. *tonos* – *натяжение, напряжение* и *plastos* – *вылепленный*. 1. Вкуолярная мембрана – мембрана, отделяющая большую центральную вакуоль растительной клетки от цитоплазмы. Синонимы – *тоноплазменная оболочка* (мембрана), *стенка вакуоли*. 2. Синоним вакуоли.

\*Первоначально Гуго Де Фриз в 1885 г. (De Vries H., 1885) назвал *тонопластом* слой цитоплазмы (протоплазмы в растительных клетках), прилегающий к вакуоли.

**Тонофибриллы.** От греч. *tonos* – *натяжение, напряжение* и *fibrilla* – *волоконце*. Фибриллы, придающие клетке форму и упругость.

**Тонофиламенты.** От греч. *tonos* – *натяжение* и лат. *filamentum* – *нить*. Пучки промежуточных филаментов, связанные с десмосомами, создающие жёсткую внутриклеточную сеть.

**Тонус.** От лат. *tonus* < греч. *tonos* – *натяжение*. 1. Жизненная активность (высокий жизненный тонус). 2. Напряжение в мышечной системе (мышечный тонус). 3. Длительное возбуждение нервной системы.

**Топическая диагностика.** От греч. *topos* – *место*. Диагностика, устанавливающая точное место, в котором произошло нарушение, обусловленное каким-то заболеванием. В настоящее время осуществляется с помощью новых томографических технологий (например, ядерно-магнитно-резонансной томографии), позволяющих увидеть тонкие структуры внутренних органов, как в анатомическом атласе.

**Топодемы.** От греч. *topos* – *место* и *demos* – *народ*. Растения с определёнными ареалами распространения.

**Топоизомеразы.** От греч. *topos* – *место*, *isos* – *одинаковый, равный*, *meros* – *часть* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Класс ферментов, осуществляющих топологическую\* перегруппировку ДНК (снимающих суперспирализацию, т. е. меняющих “число зацеплений”\*\* в ДНК). Другими словами, ферменты, релаксирующие суперспирализованную ДНК. Топоизомеразы типа I вносят *временный разрыв в одну из цепей ДНК* в области перед репликативной вилкой, что позволяет спирали вращаться вокруг своей оси и, тем самым, изменяют число зацеплений последовательно на единицу. Топоизомеразы типа II создают временный двухцепочечный разрыв, удерживая вместе концы обеих цепей, и изменяют число зацеплений последовательно сразу “на два”. Синонимы – *топологические изомеразы, гиразы* (см. **Гиразы, Порядок зацепления**).

\*Топология – область математики, изучающая общие свойства поверхностей, которые не меняются при их всевозможных деформациях.

\*\*“Число зацеплений” – количество раз, которое две цепи ковалентно замкнутой двухцепочечной ДНК пересекают друг друга.

**Топологические изомеры.** От греч. *topologia* – *месторасположение*, *isos* – *одинаковый* и *meros* – *часть*. Одинаковые молекулы ДНК, различающиеся только числом зацеплений.

**Торакальный.** От лат. *thorax* (*thorakos*) – *грудная клетка* (англ. *thorax, chest, breasts*). Грудной, а также относящийся к грудной клетке (полости). Верхняя часть туловища, грудной отдел тела.

**Торакотомия.** От греч. *thorax* – *грудная клетка* (англ. *thorax, chest, breasts*) и греч. *tomê* – *разрезаю*. Операция вскрытия грудной клетки (полости) для хирургического доступа к расположенным в ней органам.

**Торибон.** От греч. *toriben* – *вызывать тревогу*. Пахучие вещества тревоги и испуга, вызывающие реакции бегства или защиты, активной обороны у некоторых видов животных (пчёл, общественных ос, муравьёв, тлей, пресноводных моллюсков, рыб, головастиков амфибий и мышей). Действуют на других особей той же семьи или стаи. Например, у жалящей пчелы вместе с выделяемым ядом (и оторванным жалящим аппаратом с ядовитыми железами, если она жалит позвоночное животное) выделяется *торибон* – изо-амил-ацетат (напоминающий запах бананового масла), метящий запахом врага и вызывающий ярость у других особей.

**Торнария.** От лат. *tornare* – *точить, обтачивать*. Свободноплавающая личинка кишечно-дышащих (*Enteropneusta*, класса полухордовых), сходная по строению с личинками иглокожих.

**Торпидный.** От англ. *torpid* – *оцепенелый, вялый, не реагирующий*.  
1. Характеристика течения болезни, тяжело поддающейся лечению.  
2. В зоологии – находящийся в спячке.

**Торус.** От лат. *torus* – *возвышение, выступ, вздутие, подушка*. Структура, играющая роль клапана. Представляет собой утолщение

в форме подушечки, располагающееся в центральной части мембраны окаймлённой поры, по периферии которой располагается тонкая краевая, или маргинальная зона. Торус характерен для высокоорганизованных голосеменных растений (например, хвойных). При смещении препятствует оттоку воды в соседнюю клетку (см. **Порус**).

**Тотипотентность.** От лат. totus (totalis) – *весь, полный, всеохватывающий, целый* и potentia – *сила, способность*. Термин, обозначающий, что генетический материал клетки обладает всеми возможными потенциями, характерными для проявления этого материала. Иначе, способность эмбриональных стволовых клеток дифференцироваться в любой тип клеток и образовывать полный организм, или восстанавливать его утраченную часть в процессе регенерации. Считается, что *самая-самая* тотипотентная клетка – **зигота**, которая способна дать *начало* всем клеткам организма, включая определённую часть клеток плаценты у беременных самок. Бластомеры эмбрионов мыши, находящихся на стадии восьми клеток, также являются тотипотентными или *эквипотенциальными* по своим возможностям. Следует подчеркнуть, что в процессе эмбриогенеза тотипотентность теряется довольно быстро в результате действия эпигенетических преобразований хроматина. В то же время клеточная теория (см. **Клеточная теория**) содержит постулат, согласно которому клетки многоклеточных организмов тотипотентны (здесь предполагается несколько другое толкование термина “тотипотентность”). Подтверждением феномена тотипотентности соматических клеток являются многочисленные факты клонирования различных видов организмов, основанные на переносе ядер соматических клеток в энуклеированные яйцеклетки (SCNT-методика) (см. **Клонирование**). Для соматических клеток некоторых организмов может быть характерно и другое состояние, вызванное *диминуцией* (см. **Диминуция**). В известном смысле синонимами *тотипотентности* являются термины *полипотентность* и *мультипотентность*.

**Тотипотентные стволовые клетки.** Клетки, способные дифференцироваться во все типы соматических и репродуктивных клеток, свойственных данному виду организмов, а также формировать целый организм и плаценту. Такой способностью обладают клетки *зародышевого узелка* (см. **Плюрипотентные клетки, Мультипотентные клетки, Унипотентные клетки, Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**).

**Точка начала репликации.** Последовательность в ДНК, в которой происходит начало репликации. У бактерий эту точку называют origin – *начало* или сокращённо ori (см. **Репликон, Ориджин**).

**Точка начала транскрипции.** Позиция нуклеотида в ДНК, соответствующего первому нуклеотиду в транскрибируемой РНК.

**Трабекулы.** От лат. trabeculae – *перемычка* < trabalis (trabs) – *брус, балка*. 1. Соединительнотканые перемычки, отходящие от капсулы органа (элементы стромы соединительной ткани). Трабекулы делят паренхиму

органа на доли, например, трабекулы-перегородки в лимфатических узлах.  
2. Перегородки (перекладыны) губчатого вещества кости. Ещё один пример использования термина – *трабекулярная мышца сердца*.

**“Траловый лов генов”.** Образное название метода, позволяющего одновременно оценивать (“тралить”) до 200 тысяч оснований в ДНК при скрининге раковых заболеваний (при тестировании пациентов на предрасположенность к опухолевым заболеваниям). Сущность подхода заключается в использовании ДНКовых чипов, позволяющих проводить тотальный скрининг ДНК для выявления раковых генов (метод позволяет “просмотреть” сразу треть генома). Первоначально методика использовалась при раке молочной железы. С помощью этого метода было обнаружено 4 новых гена рака молочной железы и ещё один ген, как возможный кандидат. Опасный вариант одного из генов, повышающий вероятность возникновения опухоли на 60 %, несёт каждая шестая женщина!

**Травматическое осеменение.** Форма спаривания у постельных клопов, при которой самцы с помощью пениса саблевидной формы прокалывают кутикулу брюшка у самки. Самки относительно приспособлены к таким повреждениям. У них есть специальный V-образный по форме орган, носящий название *орган Берлезе*, направляющий и облегчающий проникновение. Этот орган также обладает иммунологическими функциями, сдерживая, как барьер, распространение проникающих вместе со сперматозоидами патогенных бактерий. В случае многочисленных совокуплений при таком способе травмирующего оплодотворения самки часто погибают, поэтому в естественных условиях они после коитуса убегают и прячутся. Половозрелые самцы постельных клопов отличаются не только половой агрессивностью, но и полной неразборчивостью и могут смертельно травмировать друг друга и молодняк. Поэтому, чтобы избежать опасных связей, молодые и взрослые самцы испускают защитные феромоны, сдерживающие половозрелых самцов от спаривания. Синоним – *повреждающее совокупление*. Особая форма травматического осеменения характерна также для некоторых видов плоских морских червей-гермафродитов, известная под образным названием “фехтование на пенисах”.

**Трама.** От лат. *trama* – *ткань, уток* (в ткачестве), *паутина*. Термин из микологии, означающий бесплодное сплетение гиф.

**Транзиция.** От лат. *transitio* – *переход на чью-либо сторону*. Точковая мутация, в результате которой пиримидин замещается на другой пиримидин, а пурин – на другой пурин. Другими словами, *транзиции* – мутации замены родственных оснований, например, А→G, G→A, С→T и T→C. В результате происходит замена АТ-пары на GC-пару или наоборот, GC-пары на АТ-пару.

**Транквилизаторы.** Так называются успокаивающие, облегчающие переживания, умиротворяющие (без депрессии) вещества, применяемые при функциональных расстройствах психики (неврозах) у человека.

Термин имеет свою необычную историю. Он “родился” в знаменитом лондонском Бедламе – больнице для психических больных, где буйных пациентов привязывали к специальному креслу, носившему название “транквилизатор” (от лат. *tranquillare* – *успокаивать*). Впоследствии, когда были синтезированы лекарства, заменившие кресло “транквилизатор”, они и получили соответствующее название. Синонимы – *атарактики* (вещества, вызывающие безмятежность), *антифобические седативные средства, анксиолитики*.

**Транкирование.** Частичная или полная потеря рецепторами, связывающими факторы роста, внеклеточных доменов. Такие дефектные рецепторы встречаются во многих опухолях человека, в результате чего транкированные рецепторы вне зависимости от наличия лиганда (соответствующего фактора роста) постоянно активированы и передают в клетку несуществующие сигналы. Транкированные рецепторы кодируются некоторыми клеточными онкогенами.

**Трансактивация.** Термин означает транскрипционную активацию генов, пространственно удалённых от целевого гена, т. е. других генов, расположенных на той же самой молекуле ДНК. Так, например, вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) содержит ген *tat\**, кодирующий белки, усиливающие транскрипцию вирусных генов.

\*От англ. *transactivation of transcription* – *трансактивация транскрипции*.

**Трансвекция.** От лат. *transvexi* – *перевозить, переплавлять*. Свойство локуса влиять на активность аллельного локуса, расположенного в другом гомологе. Трансвекция реализуется только при синапсисе хромосом (см. **Синапсис**). Трансвекция может быть причиной межаллельной комплементации.

**Трансверсия.** От лат. *trans* – *сквозь, через* и *versus* – *по направлению*. Мутация, при которой происходит замена неродственных оснований, например, пурина на пиримидин или, наоборот, пиримидина на пурин, например, А→Т или Т→А. Таких замен может быть 8 типов.

**Трансгены.** От лат. *trans* – *сквозь, через* и *гены*. Гены, искусственно вводимые в клетку или организм, с помощью различных векторов\* с лечебной или иной целью. Процедура введения генов называется *трансгенезом* и опирается на методы, использующие рестрикцию и сплайсинг полинуклеотидных последовательностей.

\*В большинстве случаев генной терапии в качестве векторов для доставки *трансгенов* используются модифицированные вирусы, способные к эффективному инфицированию клеток-мишеней пациента, но не способные образовывать полноценные инфекционные вирусные частицы. Наиболее часто используют ретровирусы (см. **Ретровирусы**).

**Трансгенные организмы\*.** От лат. *trans* – *сквозь, через* и *гены*. Организмы, полученные путём переноса в их геном (с помощью методов *генной инженерии*) экспрессирующихся чужеродных генов. Другими словами, трансгенные организмы – все виды организмов (прежде всего

растений и микроорганизмов), в которых успешно функционирует ген (гены), полученные из других организмов, позволяющие приобретать дополнительные свойства. Например, трансгенные сорта растений\*\* имеют ряд агрономических преимуществ, таких как: устойчивость к полеганию, засухе\*\*\*, к гербицидам, насекомым-вредителям, грибковым или вирусным заболеваниям и т. д. У трансгенных сортов могут быть и потребительские преимущества – они могут содержать новые полезные организму человека вещества (витамины, аминокислоты, белки). Так, получен генетически модифицированный рис, зёрна которого содержат белки грудного молока человека, такие как лизоцим, лактоферрин и сывороточный альбумин\*\*\*\*. Такой рис создан, как сырьё для производства имитирующего грудное молоко напитка против диареи – основного фактора детской смертности в постгрудничковом периоде (особенно в слаборазвитых странах), а также для получения пищевых добавок. Можно также вспомнить “золотой рис”, содержащий гены синтеза каротиноидов (провитамина А). Наконец, интересны работы по созданию трансгенных растений льна и рапса, содержащих гены синтеза омега-3 жирных кислот, полученными из морских одноклеточных водорослей. Масло таких растений становится похожим на так необходимый нам для полноценного питания рыбий жир. И всё же, многие вопросы безопасности применения генно-модифицированных организмов (прежде всего пищевых растений) далеко не проработаны и не ясны. Существует и целый ряд экономических опасностей, связанных с использованием ГМ растений. Засилие нескольких транснациональных компаний на рынке ГМО (например, “Монсанто”, США) привело к созданию так называемых “терминаторных технологий”, при которых потребителям продают растения, приносящие семена “самоубийцы” (стерильные семена), привязывая и закабалая сельхозпроизводителей к поставщикам семян (см. **Генная инженерия**). Синоним – *генетически модифицированные организмы* (ГМО), которые образно называют “пищей Франкинштейна”.

\*Первое трансгенное растение *табак* было получено в 1982 г. в США. В 2009 г. получен трансгенный табак, производитель человеческого коллагена I-типа. Этот коллаген необходим для изготовления имплантов, а также при заживлении массивированных ран в восстановительной медицине. Ранее для этих целей использовали коллаген, полученный от свиней, коров и трупного материала, что таит угрозу вирусного или другого заражения, не считая серьёзных этических проблем. Получен также табак, синтезирующий лактоферрин человека (Китай).

\*\*Абсолютно надёжных данных о нанесении организму человека хоть какого-то вреда при употреблении в пищу трансгенных растений нет, несмотря на многочисленные проверки. Сейчас следует говорить только о биобезопасности в отношении дикорастущих родственных видов (предотвращение переноса трансгенов от культурных видов растений

к диким видам), поскольку такой перенос существует (см. **Гены-маркёры**). И всё же, ген бразильского ореха, введённый в некоторые сорта сои, может приводить к тяжелейшей (и даже смертельной) аллергии. Картофель, содержащий ген, полученный из подснежников и работающий под промотором вируса капустной мозаики, вызывает заболевание молочных желёз у крыс (см. **Минорные компоненты**).

\*\*\*Устойчивые к засухе растения содержат в геноме ген скорпиона.

\*\*\*\*Предполагается, что выделяемый из рисовых зёрен функционально эквивалентный человеческий альбумин может быть использован в медицинских целях, что решит проблему дефицита этого ценного белка плазмы.

**Трансгликозидазы.** От лат. trans – *по ту сторону*, греч. glykys – *сладкий* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, переносящие олигосахариды в блоке с долихолом в процессе N-гликозилирования белков (см. **Долихол**).

**Трансдифференцировка.** От лат. trans – *через, сквозь* и дифференцировка. 1. Способность тканевых стволовых клеток взрослых организмов давать начало нетипичным дочерним клеткам (превращение в клетки другого зародышевого листка). Например, стволовые клетки мозга в определённых условиях способны продуцировать лимфоциты, а гемопоэтические стволовые клетки – нейроны. Не строгий синоним – *пластичность*. Поскольку гемопоэтические стволовые клетки легче всего изолировать, их способность дифференцироваться в клетки головного мозга вселяет надежду на лечение нейродегенеративных заболеваний, таких как, например, паркинсонизм.

2. Новая бурно развивающаяся область в клеточной биологии, в задачи которой входит разработка методов превращения клеток одного типа специализации в клетки другого типа, например, фибробластов кожи в клетки сердечной мышцы или в нервные клетки. Отличается от процесса *перепрограммирования* тем, что отсутствует стадия возвращения исходных зрелых клеток в некое подобие плюрипотентных стволовых клеток\*, из которых затем и получают клетки нового типа дифференцировки. Для осуществления трансдифференцировки фибробластов мышцы в нормальные, функционирующие нейроны необходима экспрессия трёх генов, отвечающих за синтез факторов транскрипции. Следует подчеркнуть, что **трансдифференцировка требует репрограммирования эпигенома клетки**. Синонимы – *трансдифференциация, реверсия дифференцировки*.

\*Отсутствие стадии плюрипотентности снижает вероятность образования опухолей у реципиента в случае клинической трансплантации клеток.

**Трансдетерминация.** От лат. trans – *сквозь, через* и англ. determination < лат. determinatio – *определение, установление (границ)*. Приобретение нового вида детерминации некоторыми клетками

какого-либо иммагинального диска в результате мутации или хирургического вмешательства (в эксперименте) (см. **Детерминация**).

**Трансдукцин.** От лат. *transductio* (где *trans* – *через, сквозь*, *ductum* – *привлечь, побуждать* (*ductus* – *проводник*)) и греч. *protein* – *белок*. Протеин семейства G-белков, обеспечивающий трансдукцию (перенос) внутриклеточных сигналов, опосредуемых нуклеотидами (GTP). С G-белками сопряжены рецепторы пептидных факторов роста, рецепторы катехоламинов и калиевые каналы. G-белки могут модулироваться через реакцию *ADP-рибозилирования* некоторыми бактериальными токсинами.

**Трансдукция\*.** От лат. *transductio* – *перемещение*. 1. В общем смысле, *трансдукция* – это перенос веществ, например, макромолекул через биологическую мембрану. 2. Термин также используется для обозначения процесса передачи сигнала от лиганда через трансмембранный и цитоплазматический домены рецептора в цитоплазму клетки. 3. В специальном значении, *трансдукция* – перенос при участии бактериофага генетического материала из одной бактериальной клетки (донор) в другую клетку (реципиент), приводящий к трансформации бактерии. Это так называемый *асексуальный процесс переноса* генетического материала. Фаг, осуществляющий перенос, носит название *трансдуцирующего* и играет роль вектора\*\*. Его геном содержит как собственные гены, так и гены клетки-хозяина. В основе трансдукции лежит процесс рекомбинации генетического материала между вирусным и клеточным геномами, в результате которого происходит включение определённого клеточного гена(ов) в геном вируса. В более узком смысле, *трансдукция* – третья система рекомбинации у бактерий (наряду с *трансформацией* и *конъюгацией*). Различают несколько типов трансдукции: 1. *Генерализованную* (неспецифическую) *трансдукцию*, при которой происходит перенос практически любого гена или нескольких несцепленных между собой генов. 2. *Специализированную трансдукцию*, когда фаговые частицы переносят только определённые локусы (гены), примыкающие к месту включения фага. Например, фаг  $\lambda$  трансдуцирует только локусы *gal* или *bio* на *E. coli*. 3. *Абортивную трансдукцию*, при которой наблюдается автономное поведение фрагмента донорского генома. При этом трансдуцируемый локус не включается в геном клетки-реципиента, а существует в виде так называемого “экстра-гена”.

\*Открыта в 1952 г. Зиндером и Ледербергом (Zinder N, Lederberg J., 1952) в экспериментах на ауксотрофных штаммах сальмонеллы (*Salmonella typhimurium*), не сбраживающих арабинозу и мальтозу, которые приобретали способность усваивать эти углеводы после обработки бесклеточными экстрактами (содержащими фаг P22), полученными из сальмонелл, сбраживающих эти сахара.

\*\*В 1946 г. Дельбрюк и Бэйлей (Delbrück M., Bayley W., 1946) выявили рекомбинацию генов у бактериальных вирусов (фагов).

**Транскобаламин.** От лат. *trans* – *через, сквозь* и *кобаламин* (цианкобаламин, витамин В<sub>12</sub>). Витамин В<sub>12</sub>-связывающий глобулин – белок фракции α<sub>1</sub>-глобулинов плазмы крови у человека и млекопитающих.

**Транс-конфигурация.** От лат. *trans* – *через, сквозь* и *configuratio* – *взаимное расположение*. Термин, использующийся для описания местонахождения (взаимного положения) двух сайтов или генов и означающий, что они находятся в двух разных молекулах ДНК (или хромосомах). Синоним – *транс-сочетания*.

**Транскортин.** От лат. *trans* – *через, сквозь*, *cortex* – *кора* (надпочечников) и греч. *protein* – *белок*. Кортизол-связывающий α<sub>1</sub>-глобулин.

**Транскрибируемый спейсер.** Часть транскрипционной единицы, входящая в состав транскрипта. Отсутствует в зрелой мРНК. Транскрипционные единицы содержат и нетранскрибируемые спейсеры (см. **Спейсеры**).

**Транскрипт.** От лат. *transcriptio* – *переписывание*. Продукт копирования матричной цепи ДНК в виде комплементарной ей РНК, соответствующей кодирующей цепи. В эукариотических клетках первичный транскрипт (гяРНК) претерпевает *процессинг* (созревание) и превращается в зрелую мРНК, которая покидает ядро (см. **Процессинг, Сплайсинг**).

**Транскриптом.** Название образовано по аналогии с термином геном от лат. *transcriptio* – *переписывание* и *ом (om)* – *совокупность*. Полный набор РНК, существующий в данный момент в отдельной клетке, в ткани или в целом организме. В состав транскриптома входят как кодирующие мРНК, так и некодирующие РНК. Анализ транскриптома (пока ещё не полный) уже сейчас позволяет идентифицировать новые маркёры болезней и новые лекарственные мишени, объединять гены в функциональные семейства, а анализ экспрессионных профилей устанавливать особенности функционирования генов. Со временем всеобъемлющий анализ транскриптома поможет идентифицировать все гены, участвующие в любом физиологическом или патологическом процессе. Для анализа транскриптома в настоящее время используются два основных технологических подхода: отбор проб для сиквенса и ДНК-микрочипы (см. **Сиквенсый сэмплинг, ДНК-микрочипы**).

**Транскриптомика.** От лат. *transcriptio* – *переписывание* по аналогии с термином *геномика*. Раздел геномики, занимающийся широкомасштабным (глобальным) анализом экспрессии генов (анализом паттернов мРНК, или экспрессионных профилей генов), а в перспективе и анализом всего транскриптома (см. **Геномика, Протеомика и Транскриптом**). Другими словами, объектом транскриптомики служат активные (транскрибирующиеся) гены, с которых считывается информация для биосинтеза белков.

**Транскрипционная единица.** Участок ДНК, расположенный между сайтами инициации и терминации транскрипции. Может содержать несколько генов (см. **Транскрипция**).

**Транскрипционные территории.** Участки на хромосомах, в которых собраны группы генов, транскрибирующихся преимущественно одновременно в определённых тканях и в определённые моменты онтогенеза (явление *коэкспрессии*). В других тканях эти гены инактивированы, а участки их локализации находятся в состоянии гетерохроматинизации (*интеркалярный ГХ*) (см. **Гетерохроматин интеркалярный**).

**Транскрипция.** От лат. transcriptio – буквально, *переписывание*, где trans – *сквозь, через* и scribo – *писать*. Начальный этап реализации генетической информации – процесс копирования матрицы ДНК (одной из цепей ДНК) в комплементарные последовательности РНК (так называемый *первичный транскрипт*), не нуждающийся в праймерах. Транскрипция осуществляется в соответствии с принципом комплементарности (первое азотистое основание принадлежит ДНК, второе – РНК). В принципе, *генетическая информация сначала приходит через транскрипцию, а затем передаётся на белки через трансляцию*. Транскрипция осуществляется тремя типами ДНК-зависимых РНК-полимераз. РНК-полимераза I катализирует синтез РНК45S (предшественник трёх рибосомальных РНК), РНК-полимераза II синтезирует гяРНК – предшественники мРНК и мяРНК, а РНК-полимераза III копирует гены, кодирующие тРНК, рРНК5S, некоторые мяРНК и короткие рассеянные элементы, такие как Alu-повторы (см. **Факторы транскрипции**). По данным проекта “ENCODE” в клетках человека наблюдается массовая непрерывная транскрипция, в которую вовлечено около 80 % генома (см. **“Тёмный геном”**). Последний факт представляется пока не объяснимым, но наводит на мысль о значимости таких транскриптов.

В настоящее время уже хорошо известно, что нет простого переписывания информации с ДНК на РНК, а затем и белки. На этом пути находится множество промежуточных процессов, зачастую, кардинально меняющих исходную информацию. К ним и относится “редактирование” РНК, при котором информация, заложенная в ДНК, фактически “переделывается” на уровне РНК, что приводит к появлению совершенно новых белков. Следует вспомнить и явление *альтернативного сплайсинга*, в результате реализации которого одни и те же исходные РНК могут транслироваться в разные белки (см. **Процессинг, “Редактирование” РНК, Сплайсинг, Сплайсинг альтернативный**). Синоним – *считывание*.

У бактерий транскрипция подавляется антибиотиками из группы *рифамицинов*, а антибиотики из группы *стрептолидигинов* подавляют элонгацию транскрипции.

**Транскрипция обратная.** Синтез ДНК на матрице РНК, осуществляемый специальным ферментом *ревертазой* или, по-другому, *обратной транскриптазой* (см. **Ревертаза**).

**Транскрипция расходящаяся.** Транскрипция, идущая с двух промоторов в противоположных направлениях.

**Транслоказы.** От лат. trans – *по ту сторону*, locus – *место* и суффикса “аза”, указывающего на то, что фермент. Общий термин, обозначающий, во-первых, белок, осуществляющий перемещение пептидил-тРНК на рибосоме из участка А в участок Р в процессе трансляции. Синоним – *фактор элонгации G (EF-G)* (см. **Фактор элонгации трансляции (eEF2)**). Во-вторых, транслоказами также называют ферменты, находящиеся во внутренней мембране митохондрий и перемещающие субстраты через непроницаемую внутреннюю мембрану (см. **Кардиолипин**). Например, существуют специфические субстраты для АДФ, пирувата.

**Транслокаторы.** От лат. trans – *по ту сторону, через, сквозь* и locus – *место*. Белки-переносчики (через мембрану) нуклеотидов в митохондриях.

**Транслокация.** От лат. translocatio\* – *перемещение*. 1. Процесс перемещения какой-либо молекулы из одного места клетки в другое, например, молекулы белка через ядерную пору. Рассматривается как элемент импорта или экспорта молекулы. 2. Мутация, обусловленная перемещением участка хромосомы в другое место этой же хромосомы или отщеплением и присоединением к другой негомологичной хромосоме (см. **Транслокация хромосомная**). Синоним – *транспозиция*.

\*От лат. trans – *через, сквозь* и locus – *место*.

**Транслокация белка.** От лат. translocatio – *перемещение*. Перемещение молекул белка через мембрану ЭПР, имеющую специальные каналы комплексы (см. **Транслокон, Транслокация котрансляционная**).

**Транслокация котрансляционная.** От лат. translocatio – *перемещение*, со – *совместно* и трансляция. Буквально, совмещённое с трансляцией перемещение (продвижение) молекулы белка через мембрану шероховатого эндоплазматического ретикула (ЭПР) в процессе его синтеза рибосомой, закреплённой на мембране (см. **Транслокон, Лидерная последовательность белка**).

**Транслокация рибосомы.** От лат. translocatio – *перемещение*. Перемещение рибосомы на один кодон вдоль мРНК после включения каждой новой аминокислоты в полипептидную цепь. Обеспечивает элонгацию полипептидной цепи.

**Транслокация хромосомная.** От лат. trans – *сквозь, через* и locus – *место*. Перестройка кариотипа, при которой происходит отщепление и перенос части одной хромосомы на другую хромосому. При транслокации может происходить и обмен участками негомологичных хромосом. Транслокации могут вызываться рентгеновским

и УФ-облучением, лекарствами (в частности противораковыми), а также некоторыми вирусами, например, вирусом паротита. Различают *реципрокную\** транслокацию, при которой две различные хромосомы обмениваются участками (если транслокация происходит без разрыва генов, то носители таких транслокаций обычно здоровы)\*\* и *нереципрокную*, когда участок одной хромосомы присоединяется к другой. В результате возникает хромосома, содержащая больше генетического материала, и хромосома, в которой недостаёт части генетического материала (генов). Важно отметить, что во многих опухолевых клетках встречаются хромосомные аномалии, включая и транслокации. В качестве примера можно привести так называемую *филадельфийскую хромосому*, характерную для хронического гранулоцитарного лейкоза (см. **Филадельфийская хромосома**, а также **Робертсоновские транслокации (слияния), Саркома Стикера**).

\*Реципрокный – от лат. *reciprocus* – *взаимный*.

\*\*В то же время реципрокная транслокация между хромосомами 8 и 14 была обнаружена в опухолевых В-лимфоцитах при лимфоме Бёркита (см. **Лимфома Бёркита**).

**Транслокон\***. От лат. *trans* – *через, сквозь*, *locus* – *место* и *op* – *существо*. То, что обеспечивает *транслокацию* (перенос в другое место или другое пространство). Большой белковый каналный комплекс (в клетках млекопитающих гетеротримерный комплекс белков Sec61), расположенный в мембранах гранулярного ЭПР. Обеспечивает *транслокацию* синтезирующегося полипептида во внутреннее пространство ЭПР (водный канал транспортировки). Представляет собой место “заякоривания” трансляционного комплекса рибосомы, связанного с SRP\*\*, временно блокирующей рост полипептидной цепи (прекращающей её удлинение). В результате связывания трансляционного комплекса с транслоконом происходит отделение SR-частицы и частично синтезированный первичный пептид своим “сигнальным пептидом”\*\*\* входит в канал транслокона. После этого синтез пептида возобновляется, и сигнальная последовательность вместе с растущим полипептидом оказывается внутри полости ЭПР (см. **Частицы, распознающие сигнал (SRPs), Транслокация котрансляционная**).

\*По всем правилам надо писать “транслокон”, но в учебнике Ю. С. Ченцова “Введение в клеточную биологию” написано “транслакон”.

\*\*SRP – signal recognition particle – *частица распознавания сигнала*). Частица, узнающая “сигнальную последовательность” (“сигнальный пептид”) в растущем полипептиде. Состоит из одной молекулы 7SLPHK и 6-ти специальных полипептидов (SRP-белков, массой 9, 14, 19, 54, 69 и 70 kDa). На рибосомах, приступивших к трансляции секреторных белков, и находящихся ещё в цитозоле, синтезируется “сигнальная последовательность”, обогащённая гидрофобными аминокислотами (16–30 аминокислотных остатков), которая и узнаётся SR-частицей. Такой трансляционный комплекс и SR-частица сначала связываются

с рецептором (SRP-R) – интегральным белком, локализованным в мембране ЭПР, называемым также *докирующим* белком (от англ. to dock – *производит стыковку, состыковывать*). После связывания SRP с SRP-R трансляционный комплекс смещается к транслокону и связывается с последним.

\*\*\*Располагается вблизи N-конца пептида и состоит преимущественно из гидрофобных аминокислот.

**Трансляция.** От лат. translatio – *перенесение, передача*. Буквально, перенос текста, записанного языком кодонов (триплетов), следующих друг за другом в непрерывной последовательности нуклеотидов ДНК, на язык белков, записанный последовательностью аминокислот в полипептидах. Другими словами, процесс биосинтеза полипептидной цепи на рибосомах в соответствии с последовательностью триплетов (кодонов) в информационной РНК (иРНК, мРНК). Трансляция осуществляется по правилам, называемым *генетическим кодом*.

**Трансмиссия.** От лат. transmissio (transmitto) – *передача, перенесение на других*. Передача инфекции переносчиками болезней (насекомыми, грызунами). **Трансмиссивный.** От лат. transmissio (transmitto) – *передача, перенесение на других*. Связанный с переносом, передачей. В генетике микроорганизмов – трансмиссивные факторы (плазмиды), например, половой фактор (фактор F), обуславливающий конъюгацию бактерий или факторы переноса лекарственной резистентности (см. **Факторы F, Факторы R**).

**Трансмиттеры.** От лат. transmittere (transmitto) – *передавать, посылать*, где trans – *через, за, по ту сторону* и mitto – *посылать*. Химические передатчики сигналов в синапсах (см. **Медиаторы**).

**Трансмодуляция.** От лат. trans – *через, сквозь* и modulatio – *мерность, размеренность, ритмичность* (в изменении какого-либо параметра). Термин обозначает клеточный феномен перераспределения рецепторов в пользу одного фактора роста (например, IGF-II) под влиянием другого фактора роста (инсулина), который непосредственно не связывается с рецепторами к первому фактору роста.

**Трансмуральный.** От лат. trans – *через, сквозь* и murus – *стена*. Буквально, пронизывающий стенку. Проходящий через стенку кровеносного сосуда. Например, трансмуральный транспорт, трансмуральное давление (разность давлений между внутренней и наружной поверхностями стенки сосуда), трансмуральный инфаркт миокарда.

**Трансмутаторы.** От лат. trans – *через, сквозь, по ту сторону* и мутаторы. В общем смысле гены, модифицирующие действие других генов (см. **Гены-мутаторы**).

**Трансовариальный.** От лат. trans – *через, сквозь* и ovarium – *яичник*. Буквально, передающийся через яйцо. Трансовариальный путь – путь передачи паразита или инфекционного агента через яйца. Например, показано, что вирус висцерального лейкоза (лимфоматоза) кур может

передаваться трансвариально новому поколению цыплят. Риккетсии, вызывающие “лихорадку Скалистых гор”, распространённую в Северной Америке, передаются следующему поколению клещей-переносчиков также трансвариально. Таким же путём передаются паразитические простейшие подкласса пироплазмид.

**Транспирация.** От лат. trans – *сквозь, через* и spirare – *дышать*. Процесс испарения воды листьями растений.

**Трансплантат.** От лат. transplantare – *пересадка* < transplanto – *пересаживать*. Орган или фрагмент ткани, а также клеточный материал, не связанные с организмом донора и используемые для пересадки в организм реципиента с терапевтической целью (см. **Графт**). Примеры: аллогенный (аутогенный) трансплантат, кожный трансплантат, периостальный (надкостничный) трансплантат.

**Трансплантационные антигены.** Антигены клеточной поверхности, контролируемые главным комплексом гистосовместимости (МНС), которые приходится учитывать при трансплантации клеток, тканей и органов.

**Трансплантация.** От лат. transplantare – *пересаживать*. Пересадка (перемещение) тканей и органов или клеток из одного организма в другой по медицинским показаниям с целью приживания или с иной (чаще экспериментальной) целью\*. В зависимости от того, взят ли трансплантат от того же или от другого организма, различают следующие типы трансплантации: 1. *Ауто трансплантация* или *аутопластическая трансплантация* (пересадка тканей в пределах одного организма). 2. *Гомотрансплантация* (пересадка в пределах одного вида организмов). 3. *Гетеротрансплантация* или *ксенотрансплантация* (*ксенопластическая трансплантация*) (пересадка ткани от организма другой систематической группы, т. е. пересадка между видами)\*\*. При пересадке органов возникают три сложно преодолимых препятствия (3 “порога”): 1. Сверхострое отторжение, происходящее в течение первых минут или часов после пересадки органа. 2. Острое сосудистое отторжение. 3. Отторжение на уровне клетки. Поскольку в посттрансплантационный период пациентам приходится постоянно принимать иммуносупрессанты, возникает ещё одна труднопреодолимая проблема – возрастание вероятности появления опухолей различной локализации на фоне подавленного иммунитета\*, и это не считая угрозы возникновения различных инфекций! Синоним – *имплантация*.

В 2016 г. на мышах и рыбе данио-рерио было показано, что *в посмертных органах включается экспрессия ряда групп генов* (всего более пятисот), в том числе, связанных с эмбриогенезом и онкогенезом. Поэтому при трансплантации органов, полученных от умерших людей, необходимо учитывать этот феномен. Уже была отмечена повышенная заболеваемость раком у пациентов, перенесших трансплантацию печени, что может быть объяснено посмертной активацией раковых генов в донорской печени.

\*У растений *трансплантация* называется *прививкой*.

\*\*Ксенотрансплантация – пересадка между чужеродными организмами (обычно между родами). *Органоксенотрансплантация* (от греч. *xenos* – *чужой*). С целью омоложения партийной элиты в СССР под руководством советского Франкенштейна – Ильи Ивановича Иванова проводили пересадку обезьяньих половых желёз заинтересованным лицам. Затем были опыты профессора Хью и профессора Томаса Старцла (США, 1960-е гг.) по пересадке обезьяньей “дикой” почки (павиана) нуждающимся пациентам с почечной патологией, однако больные погибали почти сразу из-за того, что такие почки выделяли очень много мочи. Затем последовали опыты по пересадке ксено-β-клеток от кроликов и свиней человеку, пересадки печени от обезьян и свиней человеку (см. **Геномное “редактирование”**).

**Транспозаза.** От позднелат. *transpositio* – *перестановка, смещение* и суффикса *аза*, обозначающий, что это фермент. Фермент, с помощью которого осуществляется транспозиция (перемещение) мобильных генетических элементов – *транспозонов* (интеграция транспозонов в новые сайты) (см. **Транспозоны, Транспозиция**).

**Транспозиционный иммунитет.** Явление, свойственное некоторым транспозонам, способным подавлять встраивание родственных транспозонов в ту же молекулу ДНК.

**Транспозиция\*.** От позднелат. *transpositio* – *перестановка, смещение*. В общем смысле, *транспозиция* – это феномен перемещения целых локусов или отдельных генов из одного участка хромосомы в другой (перестановка генов в геноме). В частности, термин обозначает перемещение транспозона на новое место в геноме.

Синоним – *транслокация в пределах одной хромосомы*.

\*Термин принадлежит американской исследовательнице Барбаре МакКлинток (В. McClintock, 1902–1992) открывшей у кукурузы в начале 40-х годов XX века феномен перемещения локуса, который приводил к резкому повышению частоты хромосомных перестроек. За открытие мобильных генетических элементов МакКлинток получила Нобелевскую премию в 1983 г.

**Транспозоны.** От позднелат. *transpositio* – *перестановка*. Повторяющиеся подвижные (мобильные), некодирующие элементы (части) генома\*, которые долго относили к так называемому “генетическому хламу” и считали “молекулярными паразитами” (см. **“Эгоистичная” ДНК, “Тёмный геном”**). Считается, что ретровирусы происходят от транспозонов. В группу транспозонов также входят *ретропозоны (ретротранспозоны)*. У человека обычные транспозоны занимают 3% генома, а в сумме все транспозоны занимают приметно 45% генома. Интересно отметить, что геном кукурузы на 60 % состоит из транспозонов\*\* и они есть даже у латимерии (целоканта)\*\*\*, отличающейся необычайной генетической стабильностью. Транспозоны содержат инвертированные концевые повторы и кодируют фермент

*транспозазу*, обеспечивающую их подвижность (перемещение) в геноме за счёт механизма “вырезания-встраивания”. У человека обнаружено не менее 100 типов различных транспозонов, которые активно перемещаются, обеспечивая случайные (?) перестройки генома. Получены многочисленные данные, свидетельствующие о том, что транспозоны участвуют в регуляции функционирования генома и играют ключевую роль в *эпигенетическом наследовании признаков*. Примером активного транспозона у дрозофилы является так называемый Р-элемент, который способен встраиваться в гены и инактивировать их. Подобным образом ведёт себя и транспозон, обнаруженный у лосося и названный “спящей красавицей”. Геномы эукариот, включая человека, “умеют” контролировать амплификацию и подвижность этих автономных последовательностей ДНК с помощью процесса их метилирования по остаткам цитозина, в результате чего они теряют способность к клонированию самих себя и перемещению копий по геному\*\*\*\*. Возможна также модификация гистонов (их метилирование, ацетилирование, фосфорилирование, убиквитинилирование), связанных с подвижными элементами.

Транспозоны считаются перспективными инструментами для доставки в соматические клетки генов, обеспечивающих их перепрограммирование в индуцированные плюрипотентные стволовые клетки (iPS). Применение после процедуры перепрограммирования транспозазы, удаляющей транспозон, позволяет избавляться от потенциально опасных канцерогенных элементов. Синонимы – *обычные транспозоны, прыгающие гены, подвижные генетические элементы, мобильные диспергированные гены (МДГ), мобильные диспергированные элементы и транспозирующие элементы*. Американские исследователи использовали для обозначения отдельных транспозонов более поэтические названия: “gypsy” – *цыган*, “coria” – *копия*, “beagle” – в честь корабля “Бигль” (“Ищейка”), на котором путешествовал Ч. Дарвин, “roo” – крошка Ру из “Вини-Пуха”.

\*Играют важную роль в регуляции работы генов и считаются движителями эволюционных преобразований.

\*\*Были обнаружены в начале 40-х годов XX века Барбарой МакКлинток, как “мобильные генетические элементы” у кукурузы (см. **Транспозиция**). Ещё более интересен тот факт, что кукуруза не может самостоятельно размножаться! Тогда возникает вопрос о её происхождении. Синоним – “*прыгающие гены*”.

\*\*\*Живая “ископаемая” рыба, возрастом 400 млн. лет, в буквальном смысле застывшая во времени, относящаяся к единственному современному роду кистепёрых рыб из отряда целокантообразных. Очень медленно эволюционирует, существуя в почти неизменных условиях глубоководных зон Индийского океана, где отсутствует селективное давление среды обитания на её геном.

\*\*\*\*Иногда встроенные в новые участки генома транспозоны выводят гены из строя или, напротив, их гиперактивируют.

**Транспозоны прокариот.** От позднелат. *transpositio* – *перестановка*. Мобильные элементы (Tn) бактерий двух типов: сложные (composite) и несложные. Первые имеют центральный район, содержащий гены\*, в том числе гены устойчивости к антибиотикам (например, к тетрациклину – *tet*), и на концах IS-элементы одного типа – “правый” и “левый”, которые кодируют *транспозазу* и фланкированы собственными инвертированными повторами (*IR\*\**). Несложные транспозоны не терминируются IS-элементами, а имеют инвертированные правый и левый повторы, необходимые для транспозиции (см. **Транспозаза, Плазмиды, IS-элементы**).

\*Гены, вовлечённые в процесс транспозиции, кодируют *резолвазу* и *транспозазу*, которая опознаёт *IR*-последовательности для инициации транспозиции.

\*\**IR* – аббревиатура от англ. inverted repeats.

**Транс-положение.** От лат. *trans* – *сквозь, через, по ту сторону* (находящийся на другой стороне). Термин для обозначения фазы сцепления генов. Расположение двух тесно сцепленных генов (двух сайтов) – доминантного и рецессивного в одной хромосоме и соответствующих им рецессивного и доминантного аллелей в другой хромосоме гомологичной пары. Синоним – *транс-конфигурация*.

**Транспортёр.** От фр. *transporteur* – *конвейер* < лат. *transportare* – *переносить, перемещать*. Структура ядерного порового комплекса (*центральная глобула, центральный элемент, гранула, или “пробка”* ядерной поры), состоящая из множества извитых белковых филаментов, обогащённых *фенилаланином* и *глицином* (FG-филаменты\*), и представляющих собой барьер для некариофильных белков (белков, не имеющих NLS-последовательности)\*\*. Комплекс, имеющий NLS-последовательность, разрыхляет сеть FG-филаментов и проходит через канал транспортёра.

\*Фенилаланин – Phe (F) и глицин – Gly (G).

\*\*Белки синтезируются *только в цитоплазме!* и поэтому все ядерные белки (гистоны и негистоновые. белки хроматина, полимеразы и др. ферменты, ядерные гормональные рецепторы, факторы транскрипции, рибосомные белки и др.) *должны быть импортированы* в ядро. Пептиды и небольшие белки, такие как гистоны, способны легко проникать в ядро, а вот более крупные белки (> 40 kDa) могут проходить через ядерные поры только тогда, когда они содержат в своей структуре “разрешающую” *сигнальную последовательность* NLS, которая, в отличие от других видов сигнальных последовательностей, *не отщепляется* от белка (см. **Кариофильный сигнал, Импортины**).

**Транспортёры.** От фр. *transporteur* – *конвейер* < лат. *transportare* – *переносить, перемещать, перевозить*. Белки, которые осуществляют транспорт различных молекул через плазматическую мембрану,

а у бактерий через клеточную мембрану. В различных протеомах транспортёры составляют очень существенную группу белков (так в геноме человека обнаружено более 1000 генов, кодирующих различные транспортёры!). Транспортёры подразделяют на две большие группы: *переносчики* и *каналы*. Различают также суперсемейства пассивных и активных транспортёров (последние переносят через мембрану различные субстраты против градиента концентрации (электрохимического градиента) с затратой энергии). Такие транспортёры используют два механизма: АТФ-зависимый (их называют *первичные активные транспортёры*), или сопряжённый транспорт двух субстратов: один с поглощением, а другой с выделением энергии (их называют *вторичные активные транспортёры*). По механизму действия транспортёры относятся к стереоспецифическим и насыщаемым субстратом переносчикам (в результате, при увеличении концентрации субстрата выше определённой концентрации, не происходит дальнейшее увеличение скорости его переноса). Каналы отличаются более высокими скоростями (на порядки) переноса и проявляют меньшую стереоспецифичность.

**Транспортёры-АВС.** От фр. *transporteur* – *конвейер* < лат. *transportare* – *переносить, перемещать* и аббревиатура англ. **АТР-binding cassettes\*** transporters. Семейство зависимых от АТФ (АТР) переносчиков, *выкачивающих* из клетки против градиента аминокислоты, пептиды, белки, ионы металлов, липиды, желчные соли и многие другие гидрофобные соединения, включая экзогенные, например, лекарства (антибиотики, цитостатики). Последнее относится к мультилекарственному транспортёру человека (MDRN1)\*\*, который обеспечивает резистентность некоторых опухолей к цитостатикам, включая адриамицин, доксирубицин, винбластин. По механизму действия АВС-транспортёры подразделяются на насосы (помпы) и каналы, как, например, CFTR-транспортёр (см. **Муковисцидоз**).

\*Два АТР-связывающих (нуклеотидсвязывающих) домена (NBD), которые называются “кассетами”.

\*\*Интегральный мембранный белок (170 kDa), содержащий 12 трансмембранных сегментов (спиралей) и две АТР-связывающие “касеты”.

**Транспортёры ТАР-I и ТАР-II.** От фр. *transporteur* – *конвейер* < лат. *transportare* – *переносить, перемещать*. Транспортёры, связанные с процессингом антигенов (англ. *antigen processing*). АТФ-зависимые белки, обеспечивающие транспорт антигенных пептидов из цитозоля в систему цистерн эндоплазматического ретикулума антигенпредставляющих клеток, где пептиды связываются с молекулами главного комплекса гистосовместимости (МНС) и становятся иммуногенными.

**Транспортные РНК (тРНК, tRNA).** Небольшие *долгоживущие* молекулы РНК (5S РНК, 70–95 рибонуклеотидов), причудливо свёрнутые

в компактные структуры, содержащие спаренные и неспаренные участки нуклеотидов. (Нативные тРНК имеют сложную трёхмерную структуру, в которой большинство оснований находятся внутри молекулы (кроме оснований антикодона), а сахарофосфатный основ образует поверхность молекулы.) Играть роль переносчиков аминокислот на рибосомы в процессе биосинтеза белка. С помощью своих *антикодонов* “узнают” определённые кодоны на иРНК (мРНК). Другими словами, это молекулы-интерфейсы, или молекулы-адаптеры между аминокислотами и мРНК в составе работающих рибосом. Характеризуются наличием минорных и модифицированных оснований. Так, например, в фенилаланиновой тРНК (tRNA<sup>Phe</sup>), полученной из дрожжей, содержатся *тимидин\**, *дигидроуридин* (обозначается буквой D), *псевдоуридин* (обозначается греч. буквой Ψ (пси, читается как пс)), *2'-О-мутилгуанидин (m<sup>2</sup>G)\*\**, *7-метилгуанидин (m<sup>7</sup>G)* и *метилцитозин*. При двумерном изображении в типичной молекуле тРНК выделяют несколько петель (петля антикодона, D-петля, ТΨС-петля и маленькая переменная петля, расположенная между петлями антикодона и ТΨС-петлей), а также двухцепочечные участки – “шпильки”, содержащие неканонические пары оснований (пары, не соответствующие общим принципам спаривания). Обычно молекула тРНК, условно расправленная в одной плоскости, напоминает фигуру типа “кленового листа”, “черенок” которого на 3'-конце цепи содержит неспаренный участок -АССА-3', к которому присоединяется переносимая аминокислота. У человека обнаружено примерно 500 генов, кодирующих тРНК, а сами гены тРНК присутствуют во многих хромосомах (см. **Адаптерные молекулы РНК**).

\*Характерен только для ДНК.

\*\*Входит в состав антикодона!

**Транс-регуляторные элементы.** Элементы регуляции, с которыми связываются факторы транскрипции, кодирующие гены которых находятся далеко по отношению к гену-мишени.

**Транс-сеть АГ.** Транс-сеть аппарата Гольджи (TGN – trans Goldgy Net) – зона, состоящая из окаймлённых по поверхности со стороны цитоплазмы мембранных пузырьков (везикул). В этой зоне происходит разделение и сортировка секретлируемых продуктов.

**Транссудация.** От лат. trans – *через, сквозь* и sudare – *сочиться*. Просачивание жидкости (жидкой части крови) через стенки сосудов в ткани, а также стенки полых органов в полость. Например, транссудация слизистой жидкости через плоский эпителий влагалища при сенсорном или психогенном возбуждении у женщин. Саму просачивающуюся жидкость называют *транссудатом*. Синоним – *экссудация* (выпот).

**Трансфазный.** От лат. trans – *через, сквозь* и греч. phasis – *появление*. Проходящий через фазы развития. Например, *трансфазный* путь – путь передачи паразита из поколения в поколение.

**Трансфекция\***. От лат. trans – *сквозь, через, по ту сторону* и *инфекция*. Метод “переноса генов”, применяемый в генной инженерии. Эффективная *трансфекция* приводит к *трансформации* (см. **Трансформация**).

\*Явление трансфекции впервые было описано у *Bacillus subtilis* (Földes, Trautner, 1964) и заключалось в продуктивной инфекции бактерий с помощью ДНК, выделенной из лизирующих их фагов.

**Трансфекция клеток.** Приобретение нового генетического маркера клетками в результате включения чужеродной (экзогенной) ДНК.

**Трансферабельный.** От лат. transferre (transfero) – *переносить, перемещать* и англ. able – *быть в состоянии*. Способный быть перенесённым, например, *трансферабельные* детерминанты резистентности к антибиотикам.

**Трансферазы.** От лат. transferre – *переносить* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, переносящие различные химические группы с одних соединений на другие.

**Трансферрин.** От лат. trans – *сквозь, через, по ту сторону*, ferrum – *железо* и греч. protein – *белок*. Транспортный белок из группы β-глобулинов – переносчик ионов железа и меди. Обеспечивает захват ионов железа в кишечнике, где они освобождаются из пищи, перенос их кровью и потребление различными клетками (главным образом, эритроцитами, ретикулоцитами, фибробластами) с помощью специфического эндоцитоза самих молекул трансферрина\*. Кроме того, этот белок аккумулируется в печени, где железо запасается. Каждая молекула трансферрина содержит по два атома Fe<sup>3+</sup> (в норме 1 мг Fe<sup>3+</sup> на 1 л плазмы).

\*Трансферрин взаимодействует с особыми рецепторами на поверхности плазматической мембраны, и затем образовавшийся комплекс втягивается (интернализуются) внутрь клетки.

**Трансфертные РНК.** От лат. transferre – *переносить, переводить*. Одно из названий транспортных РНК. Синоним – *адаптерные РНК*.

**Трансформация\***. От лат. transformatio – *преобразование, превращение* < transformo – *преобразовывать* (буквально, возникновение другой формы). В общем смысле – передача ДНК через внеклеточную среду или другими словами, изменение свойств одних бактериальных клеток под влиянием ДНК, выделенной из других бактериальных клеток. В её основе лежит включение фрагментов ДНК клеток-доноров в “хромосому” бактерий-реципиентов (для трансформации донорская ДНК должна быть двухцепочечной, а в клетках реципиента она становится одноцепочечной и рекомбинирует с геномной ДНК). Трансформация – одна из систем *рекомбинации* у бактерий. Наряду с трансдукцией, плазмидами и эписомами, *трансформация* – это однонаправленный перенос генетического материала (обычно небольшой части генома) (см. **Рекомбинация**).

\*Явление трансформации было открыто английским военным врачом и микробиологом Фредериком (Фредом) Гриффитом (Griffith F., 1928) при изучении болезней, вызываемых *Diplococcus pneumoniae*, который существует в двух разных формах – вирулентной капсульной формы (S-форма\*\*) и авирулентной бескапсульной формы (R-форма\*\*\*). В своих экспериментах Гриффит обнаружил, что при смешивании перед заражением мышей убитой капсульной формы с живой бескапсульной формой у погибших животных выявляются активные капсульные бактерии.

В 1943–1944 гг. сотрудники Рокфеллеровского института в Нью-Йорке Освальд Эвери (канадец), Колин МакЛеод и Маклин МакКарти (Avery O. T., McLeod C. M., McCarty M., 1944) дали объяснение результатам, полученным Гриффитом. Они показали, что одной из систем рекомбинации у бактерий является трансформация. Одновременно (и это самое главное!) их исследования показали, что у бактерий генетическим материалом служит ДНК, поскольку очищенные формы ДНК участвуют в передаче признака вирулентности. Справедливости ради стоит отметить, что Эвери говорил об этом очень неуверенно. Наконец, в 1952 г. американские микробиологи Альфред Хёрши и Марта Чейз (Hershey A., Chase M., 1952) в экспериментах по заражению бактерий T2-фагами, мечеными радиоактивными серой и фосфором (у одной группы вирусов белки капсида были мечены серой ( $^{35}\text{S}$ ), а у другой – фосфором ( $^{32}\text{P}$ ) мечена ДНК), окончательно убедили научное сообщество, что нуклеиновые кислоты являются генетическими макромолекулами.

\*\*От англ. smooth – *гладкий* (гладкая форма колоний). Бактерии штамма S окружены гладкой и блестящей полисахаридной капсулой. Именно капсульные бактерии вызывают пневмонию у животных.

\*\*\*От англ. rugose (rough) – *шероховатый, грубый* (шероховатая форма поверхности колоний; бактерии, образующие её, отличаются от других типов клеток высокой трансформируемостью).

**Трансформация опухолевая.** От лат. *transformatio* – *преобразование, превращение*. Морфологические и биохимические изменения клеток, приводящие к превращению нормальной клетки в опухолевую клетку.

**Трансформация эукариотических клеток.** Переход клеток в состояние неконтролируемого роста. В конечном счёте, трансформация обеспечивает опухолевый рост (см. **Опухолевая трансформация**).

**Трансформирующие факторы роста бета (transforming growth factors  $\beta$ , TGF- $\beta$ ).** Семейство пептидных факторов роста (М.м. ~25 kDa), включающее более 40 членов, добавление которых в питательную среду, способствует росту фибробластов в суспензии (изначально *адгезивных*, т. е. зависимых от прикрепления к субстрату клеток). Обнаружены первоначально как продукты активности опухолевых клеток.

**Трансцитоз (транцитозис).** От лат. *trans* – *через, сквозь*, *kytos* – *клетка* и *-osis* – *состояние*. Перенос некоторых белков через клеточные

стенки эпителиальных клеток (от одного слоя клеток к другому), например, через стенку эндотелиальных клеток из кровяного русла (плазмы крови) в межклеточную среду. Так из крови в слизистые секреты носовой полости, кишечника, лёгких и т.д. поступают иммуноглобулины IgA или проникают некоторые материнские иммуноглобулины молока через клетки кишечного эпителия младенца.

**Трахеиды.** От греч. *tracheia* – *дыхательное горло* и *eidōs* – *сходство, вид*. Удлиненные клетки ксилемы с заостренными концами (веретенообразные) и характерными утолщениями на стенках, выполняющие проводящую функцию у древесных растений.

**Трахейт.** От греч. *tracheia* – *дыхательное горло* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление\*. Воспаление слизистой оболочки трахеи.

\*Например, бурсит, тонзиллит, гастрит, колит и т. д.

**Трахеотомия.** От греч. *tracheia* – *дыхательное горло* и *tomê* – *разрезаю..* Вскрытие трахеи, например, при дифтерии.

**Трахея.** От греч. *tracheia*\* – *дыхательное горло*. Часть дыхательных путей, расположенная между гортанью и главными бронхами. В стенке трахеи располагаются хрящевые полукольца, соединённые связками. У нас в России под руководством академика М. А. Пальцева отработана методика получения и пересадки искусственной трахеи.

\*Изначально, *tracheia arteria* – *грубая артерия*, где слово *arteria* возникло от “aēr” (*air* – *воздух*). Связано это с представлениями древних греков, которые думали, что артерии – это каналы для воздуха.

**Трахома.** От греч. *traches* (*trachys*) – *шероховатый* (англ. *harsh, rough*) и *ōma* – *вздутие*. Хроническое контагиозное (инфекционное), воспалительное заболевание глаз, известное с античных времён, и приводящее к слепоте, в результате помутнения роговицы и хрусталика, рубцовых изменений конъюнктивы и деформаций глаз. Заболевание известно с античных времён и вызывается риккетсиями рода *Chlamidozoon* (*Chlamydia trachomatis*). Обычно заражение происходит при непосредственном контакте с больным человеком ещё в детстве, нередко от матери (не исключено и влияние мух). В настоящее время трахома встречается только на Среднем востоке, в Египте, а также в других районах Африки и Азии. Трахома – это болезнь, теснейшим образом связанная с отсутствием надлежащего уровня гигиены. Синонимы – *египетская офтальмия, гранулярная офтальмия* (см. **Офтальмия**).

**Тредмиллинг.** От англ. *trade* – *занятие* и *milling* – *кружение*. В переносном смысле, *толчение воды в ступе*. 1. Постоянный поток (круговорот мономеров) в актиновых филаментах, находящихся в состоянии равновесия. При этом АТФ-актиновые мономеры присоединяются к плюс-концу (“оперённому” концу), а АДФ-актиновые мономеры диссоциируют (отсоединяются) от минус-конца (“заострённого” конца). 2. Явление тредмиллинга характерно и для микротрубочек, главным образом, в клетках растений, у которых нет центросом, и потому минус-концы микротрубочек остаются не закрепленными. При этом

тубулиновые субъединицы добавляются преимущественно к плюс-концу микротрубочки и диссоциируют со стороны минус-конца. В результате длина микротрубочки не изменяется, но происходит её смещение по всей длине в сторону плюс-конца. Таким способом тредмиллинг обеспечивает непрерывную перестройку микротрубочек (динамическую нестабильность), благодаря постоянному кругообороту тубулиновых мономеров, сопровождающемуся их продвижением от плюс-конца к минус-концу микротрубочки.

**Трематодозы.** От греч. trematodes – *снабжённый присосками* и -osis – *состояние*. Глистные заболевания (инвазии), вызываемые любыми паразитическими плоскими червями дигенными *трематодами* (см. **Дигенный, Трематоды**). Синоним – *дистоматозы\** (дистомиазис).

\*Раньше дигенных трематод классифицировали как *Distoma* (*Distomum*) – буквально, с двумя ртами (из-за наличия двух присосок).

**Трематоды.** От греч. trematodes – *снабжённый присосками* (где trema – *отверстие*). Сосальщики. Класс паразитических плоских червей, имеющих ротовую и брюшную присоски. Взрослые особи паразитируют на позвоночных, включая человека. Личинки – на беспозвоночных (см. **Дигенный**). Онтогенез сосальщиков протекает с чередованием поколений и сменой одного или нескольких промежуточных хозяев. Организм, в котором протекает стадия полового размножения паразита, называется *окончательным хозяином*, а организмы, в которых паразит размножается бесполом путём – *промежуточным хозяином*.

**Трепел.** От названия города Триполи (нем. Tripel). Осадочная порода, состоящая преимущественно из скелетов диатомовых водорослей, а также радиолярий. С химической точки зрения представляет собой аморфный кремнезём\*. Синоним – *инфузорная земля*.

\*Включение кремния в клеточные структуры у многих представителей подкласса саркодовых (лучевиков или радиолярий), а также солнечников можно рассматривать, как попытку природы пойти по альтернативному пути создания силиконовой, а не углеродной жизни, что, возможно, и случилось бы на нашей планете в бескислородной атмосфере. (В настоящее время всё больше принимается точка зрения, согласно которой значительное количество кислорода имеет не биогенное, а геогенное происхождение). Кроме того, в растительных клетках обнаружены структуры, содержащие силиконовые гели, обладающие каталитическими функциями. Считается, что появление значительных количеств легко усваиваемого кремния в океанах связано с широким распространением трав, содержащих кремний, и травоядных животных, экскременты (навоз) которых также содержали кремний, постепенно вымываемый с речными водами в мировые океаны.

**Триада Коха.** Критерии этиологической связи инфекционного заболевания и микроорганизма возбудителя, разработанные Робертом Кохом (1843–1910)\*.

\*Немецкий сельский врач и микробиолог, один из основоположников современной микробиологии (бактериологии) и эпидемиологии. Открыл в 1882 г. возбудителя туберкулёза – микобактерию “палочку Коха”. Получил Нобелевскую премию по физиологии и медицине в 1905 г.

**Триба.** От англ. tribe < др.-рим. triba – племя, клан, колено. Племя, род, подотряд.

**Триггер.** От англ. trigger – устройство, переключающееся скачком из одного состояния в другое. Спусковой крючок, пусковой физиологический механизм.

**Триггерная зона хеморецепторов.** От англ. trigger – устройство, переключающееся скачком из одного состояния в другое. Зона (участок) в молекуле рецептора, отвечающая за активацию рецепторного сигнала (см. Триггер).

**Тригеминальные нейроны.** От лат. tri-geminus – тройной. Нейроны тригеминальной части нервной системы – структур и нервных путей, связанных с тройничным нервом\*. Считается, что эта система головного мозга больше других ответственна за возникновение болевых ощущений. Тригеминальными нейронами высвобождается нейромедиатор, который называется кальцитонин-ген-связанный пептид, активирующий соседние нейроны во время мигренозного приступа (см. Мигрень, Тирокальцитонин).

\*Ветви тройничного нерва, выходящего из основания головного мозга, иннервируют различные участки головы и лица.

**Тризм.** От греч. trismos – судорожное сжатие челюстей. Происходит вследствие тонического (спастического) сокращения жевательных мышц и мышц шеи, препятствующего открыванию рта и приводящего к появлению гримасы, известной в истории как *risus Sardonicus* (сардоническая улыбка, сардонический смех)\*. Первый признак столбняка (см. Столбнячный токсин (СТ)).

\*От греч. sardonios – язвительный, злобно-насмешливый (от названия острова Сардиния, где в древности люди употребляли наркотическую траву, вызывавшую смех с гримасами).

**Триклозан.** Распространённый антибактериальный агент (биоцид) – компонент туалетного мыла, зубных паст и прочих гигиенических принадлежностей. Специфический ингибитор синтазы жирных кислот II-типа. Этот тип синтазы характерен для *апикопластов* малярийного плазмодия, в то время как в клетках млекопитающих присутствует синтаза I-типа (см. Апикопласт). Поэтому триклозан может применяться как антибиотик при лечении малярии, не оказывающий вредного воздействия на организм хозяина. Недавно было обнаружено, что триклозан резко ослабляет мышечное сокращение и нарушает кровоток у мышей через взаимодействие с *рианодиновыми* рецепторами, регулирующими работу кальциевых каналов, которые обеспечивают перенос ионов  $Ca^{2+}$  через плазматическую мембрану внутрь мышечного

волокон и других клеток. Триклозан парадоксально активирует кальциевые каналы в мышечных клетках, приводя к “гашению” входящих нервных стимулов, что ослабляет сократительную способность мышц и миокарда, и соответственно, приводит к сердечной недостаточности!

**Трилобиты.** От лат. *trilobus* – *трёхлопастной*, где греч. *lobus* – *скорлупа, шелуха, доля* (часть чего-то). Правильнее название переводить, как “трёхчленные”. Вымершие представители фауны кембрийского периода, предположительно предки артропод (членистоногих). По способу питания относятся к *детритофагам*.

**Трилон Б.** Натриевая соль ЭДТА ( $\text{Na}_2\text{ЭДТА}$ ) – этилендиаминтетрауксусная кислота. Комплексон, эффективно связывающий ионы, в частности, ионы кальция. В клинической практике, наряду с унитиолом, служит эффективным средством экстренной помощи при интоксикации сердечными гликозидами (см. **Унитиол, Хелаты**).

**Трипановый красный.** Синтетический гистологический краситель, у которого Пауль Эрлих\* в 1904 г. обнаружил антимикробное действие и который стали применять при лечении трипаносомоза лошадей\*\*. Отсюда краситель и получил своё название.

\*Пауля Эрлиха (1854–1915) считают основоположником **химиотерапии**. В 1910 г. он открыл соединение мышьяка – *сальварсан*, которое как стандартное средство (позднее его производное – *неосальварсан*) использовалось для лечения сифилиса вплоть до 1945 г., когда был открыт пенициллин.

\*\*Болезни, называемой *сурра*. Позднее на основе трипанового красного был создан нетоксичный препарат *сурамин*, применявшийся для лечения трипаносомоза человека.

**Трипановый синий.** Кислотный азокраситель, использующийся для окрашивания гематологических и гистологических препаратов.

**Триплекс.** От лат. *triplex* – *тройной*. Тройная спираль ДНК – структура, состоящая из трёх цепей ДНК.

**Триплет.** От фр. *tripler* – *утраивать*. Три последовательно расположенных нуклеотида в цепи ДНК. Каждый нуклеотид входит только в свой кодон. Это означает, что код не перекрывается и за последним нуклеотидом одного триплета следует первый нуклеотид следующего кодона. Синоним – *кодон*.

**Трипсин.** От греч. *thrypsis* – *разжижение*. Протеаза (протеиназа) сока поджелудочной железы. Активность может быть подавлена ингибитором трипсина из сои – SBTI.

**Триптофан.** Незаменимая аминокислота. У млекопитающих и человека участвует в образовании серотонина (5-окситриптамина) и никотиновой кислоты (витамина РР). С нарушениями обмена триптофана связан ряд заболеваний (включая слабоумие), а недостаток в пище может приводить к ряду функциональных и органических расстройств. Поэтому для повышения пищевой ценности белков добавляют синтетический триптофан. Однако, пищевая добавка, содержащая триптофан

(L-tryptophan), неоднократно приводила к эозинофильномиалгическому синдрому с летальным исходом.

**Трискелеон (трискелион).** От греч. tri – три, skeletos – остов (высохший) и суффикса on (om) – совокупность (а также, существо). Структуры на поверхности окаймлённых пузырьков (покрытых пузырьков – *coated vesicles*, или эндоцитозных вакуолей\*), возникающих из “покрытых ямок” и представляющих собой впячивания участков плазмалеммы, содержащих на внутренней (цитоплазматической) стороне утолщения из белка *клатрина*. Напоминают по форме трёхлучевую свастику и состоят из трёх мономеров клатрина с М.м. 180 kDa и трёх лёгких цепей клатрина с М.м. 30 kDa. Такие структуры на внутренней поверхности ямок плазматической мембраны образуют рыхлую сеть из пяти- шестиугольников (наподобие плетёной корзинки), укрепляющих периметр эндоцитозных (пиноцитозных) пузырьков (пиносом). После отделения *пиносомы* от плазматической мембраны при участии белков *динаминов* клатриновый слой распадается и пиносома превращается в обычную эндосому. (см. **Динамин** и **Клатрин**).

\*Эти органеллы представляют собой важные компоненты системы внутриклеточного транспорта.

**Трисомия.** От греч. tri – три и soma – тело. Аномальный набор хромосом (*анеуплоидия*), появление в кариотипе добавочной хромосомы. Например, при синдроме Дауна в кариотипе больного имеет место *трисомия* по 21-ой хромосоме (см. **Синдром Дауна**). Напротив, при *моносомии* в кариотипе присутствует только одна хромосома из пары.

**Трихинелла.** От греч. trichinos – волосной. Круглый паразитический червь (мелкая нематода), личинки которого паразитируют в мышцах. Люди часто заражаются при поедании мяса диких животных, например, медведя. Синоним – *трихина*.

**Трихобласты.** От греч. trychos – волос и лат. blast (blstos) – росток. Специализированные клетки корневого эпидермиса (корневой *эпibleмы*), способные образовывать корневые волоски\*. Корневые волоски резко увеличивают поглощающую поверхность корня и закрепляют его в почве, а также выделяют ряд веществ (органических кислот), воздействующих на почвенные субстраты (см. **Эпibleма**).

\*Образование корневого волоска начинается за счёт верхушечного роста (**точки роста**) путём формирования выпячивания на апикальном конце клетки. Такой рост также характерен для пыльцевых трубок и обеспечивает им своеобразную форму *подвижности* (в результате пыльцевая трубка добирается до семязачатка, содержащего яйцеклетку).

**Трихоботрии.** От греч. trichinos – волосной и botrys – гроздь. Чувствительные волоски на ногах пауков. У гигантского тарантула они могут вращаться, воспринимая малейшие колебания почвы.

**Трихогина.** От греч. trichos – волос и gyne (gynaikos) – женщина. Верхняя часть *архикарна* (карпогона) в виде изогнутой трубочки у высших (асковых) грибов (см. **Архикарп**, **Аскогон**, **Карпогон**).

При соприкосновении гаметангиев *трихогина* вырастает в антеридий и содержимое антеридия перетекает в аскогон.

**Трихомонада.** От греч. trichoma – *волосы* и monados (monas) – *единица*. Одноклеточный паразит человека, млекопитающих, птиц и рыб из класса жгутиковых.

**Трихомы.** От греч. trichoma – *волосы* (trichos – *волос* и om – *совокупность*). 1. Длинные волоски на теле насекомых. 2. Название, данное цепочкам нитчатых цианобактерий, в составе которых присутствуют покоящиеся формы – *акинеты* и *гетероцисты*. 3. Волоски – выросты эпидермы у растений. Функционально увеличивают поверхность эпидермы (например, в зоне всасывания корня). Бывают одноклеточными или многоклеточными. 4. Железистые волоски, выполняющие функцию гидатод (см. **Гидатоды**).

**Трихоплакс.** Самое примитивное (первично примитивное) многоклеточное беспозвоночное (один вид *Trichoplax adhaerens*), относящееся к типу пластинчатых (Placozoa). Форма тела напоминает пластинку (не более 3 мм) с постоянно меняющимися очертаниями и состоящую из нескольких тысяч клеток, расположенных двухслойно.

**Трихопланктон.** От греч. tricha, trichos (trix) – *волос, ворсинка* и plankton – *блуждающий*. Планктон, в котором преобладают нитевидные водоросли.

**Трихоцисты.** От греч. trichos – *волос* и лат. cista < греч. kyste (kystis) – *ящик, пузырь*. Специализированные цитоплазматические сенсорно-эффекторные органеллы простейших, органы защиты и нападения, способные выбрасывать (обычно “выстреливать”, но не всегда) скрученную, заострённую на конце ядовитую нить. Представлены у инфузорий и некоторых жгутиковых (см. **Книдоцисты**).

**Триэна.** От лат. triens – *треть*. Трёхосная игла скелета губок.

**Трихоциты.** От греч. trichos – *волос* и kytos – *клетка*. Клетки волоса, экспрессирующие последовательно две группы структурных (опорных) кератинов.

**Трихроматия (трихромазия).** От лат. tri – *три* и греч. chroma – *цвет*. Нормальное цветовое зрение. *Трихроматы* – люди с нормальным цветовым зрением, которые различают цвета, полученные смешением тонов трёх основных участков видимого спектра: красного, зелёного и синего. Определяется эта способность наличием в сетчатке глаза соответствующих светочувствительных элементов (см. **Дальтонизм, Дейтеранопия, Дихромазия, Протанопия**).

**Троглобиты (троглобионты).** От греч. trogle – *пещера, нора* и bios – *жизнь*. Организмы, постоянно обитающие в пещерах и глубоких трещинах горных пород.

**Троглоксены.** От греч. trogle – *пещера* и xenos – *чужой*. Организмы с широким ареалом обитания, появляющиеся также и в пещерах.

**Троглофилы.** От греч. trogle – *пещера* и philia – *склонность*. Организмы, преимущественно обитающие в пещерах, но встречающиеся и в других местах.

**Тройной тест.** Скрининг материнских сывороточных факторов (СМСФ) крови беременных женщин, с помощью которого исследуют содержание трех веществ: альфа-фетопротеина (АФЛ), вырабатываемого печенью плода и попадающего через плаценту в кровь матери, хорионического гонадотропина (ХГ) и неконъюгированного эстрадиола (НЭ). Тест позволяет выявить наличие, например, синдрома Дауна у плода на сроках беременности до 22 недель.

**Тромб.** От греч. thrombos – *сгусток*. Сгусток свернувшейся крови, закупоривающий просвет кровеносного сосуда.

**Тромбангиит.** От греч. thrombos – *сгусток*, angeion – *кровеносный сосуд* (англ. vessel) и суффикса “ит”, обозначающего процесс *воспаления*. Воспаление внутренней оболочки сосудистой стенки (интимы) сопровождающееся образованием тромбов.

**Тромбин.** От греч. thrombos – *сгусток* и protei**in** – *белок*. Фермент, образующийся в норме только в изливающейся из повреждённых сосудов крови из *протромбина* в присутствии *тромбопластина* и ионов  $Ca^{2+}$  под воздействием фермента *тромбиназы*. Тромбин представляет собой пептидазу, преимущественно расщепляющую аргиниловые связи. Превращает растворимый белок фибриноген в фибриллярный нерастворимый белок фибрин (за счёт частичного протеолиза). Вызывает свёртывание крови или плазмы. Синонимы – *тромбаза*, *фибринфермент*.

**Тромбоартериит.** От греч. thrombos – *сгусток*, лат. arteria – *кровеносный сосуд, несущий кровь от сердца* и суффикса “ит”, обозначающего процесс *воспаления*. Воспаление артерий с образованием тромбов.

**Тромбоз.** От греч. thrombos – *сгусток*. Процесс образования тромба, тромбирование кровеносных сосудов. Вызывает инфаркт тканей, питаемых тромбированным сосудом. Например, коронарный тромбоз – закупорка венечных артерий. Синоним – *клоттинг* (англ. clotting < clot – *комоч, сгусток, свернувшаяся кровь, тромб*) – *тромбообразование*.

**Тромбокиназа.** От греч. thrombos – *сгусток*, kinema – *движение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фактор фосфолипидной природы, “активатор протромбина”, выделяющийся при разрушении тромбоцитов или тканей (см. **Тромбопластин**) и превращающий белок *протромбин* в фермент *тромбин*. Тромбин расщепляет растворённый в плазме фибриноген, превращая его в нерастворимый белок фибрин, волокна которого формируют основу тромба.

**Тромбокластический.** От греч. thrombos – *сгусток* и klastos (klasis) – *сломанный*. Растворяющий тромб. Синоним – *тромболитический*.

**Тромбоксаны (thromboxanes).** От греч. thrombos – *сгусток* и суффикса “ане”, обозначающего сложные углеводы\*. Физиологически

активные производные арахидоновой (эйкозотетраеновой) кислоты (эйкозаноиды) из группы паракринных веществ, продуцируются нейтрофилами и тромбоцитами (первоначально обнаружены в тромбоцитах). Вызывают агрегацию тромбоцитов и обладают вазоконстрикторным (сосудосуживающим) действием. Принимают участие в механизмах свёртывания крови (вызывают агрегацию тромбоцитов). Биохимически связаны с простагландинами. Обозначают  $\text{TXA}_2$ ,  $\text{TXB}_2$ .

\*Название возникло из-за того, что тромбоксаны содержат *оксановое кольцо*, представляющее собой циклопентановое кольцо, в которое включён атом кислорода.

**Тромболизис.** От греч. thrombos – *сгусток* и lysis – *растворение*. Растворение тромба. Синоним – *тромболизис*.

**Тромбомодулин.** От греч. thrombos – *сгусток*, лат. modulus – *мера, мерка* и греч. protein – *белок*. Белок, препятствующий тромбообразованию. Кодирован у человека геном THBD.

**Тромбон.** От греч. thrombos – *сгусток* и on (om) – *совокупность*. Совокупность циркулирующих в крови тромбоцитов и их предшественников – *мегакариоцитов*.

**Тромбопения.** От греч. thrombos – *сгусток* и penia – *бедность, скудность* (англ. poverty). Патологическое состояние, при котором снижено содержание тромбоцитов в периферической крови (см. **Тромбоцитопения**).

**Тромбопластин.** От греч. thrombos – *сгусток*, plastos – *вылепленный* и protein – *белок*. Фактор свёртывания крови *фосфолипопротеидной* природы, присутствующий в тканях (*тканевой* тромбопластин), тромбоцитах (*тромбоцитарный* тромбопластин) и лейкоцитах. Необходим для превращения *протромбина* в *тромбин*. Синонимы – *тромбокиназа, активатор протромбина* (см. **Тромбин, Тромбокиназа**).

**Тромбопоэтин.** От греч. thrombos – *сгусток*, poiesis – *сотворение, творчество* и protein – *белок*. Регуляторный гликопротеин – гормон тромбообразования (*тромбоцитопоэза*). Вырабатывается в почках и действует на предшественники мегакариоцитов.

**Тромбоспондины.** От греч. thrombos – *сгусток*, лат. sponda – *подножие, ложе* и protein – *белок*. Гликопротеиды, содержащиеся в  $\alpha$ -гранулах кровяных пластинок (тромбоцитов). Белки из группы *тромбоспондинов*, например, TSP-2, препятствующие росту кровеносных сосудов.

**Тромбостаз.** От греч. thrombos – *сгусток* и stasis – *остановка*. Остановка циркуляции крови вследствие тромбоза сосуда.

**Тромбостенин.** От греч. thrombos – *сгусток* и stenosis – *узкий, тесный*. Белок тромбоцитов, способный подобно актомиозиновому комплексу сокращаться за счёт энергии АТФ. Принимает участие в процессе ретракции тромба, благодаря чему края раны стягиваются, что облегчает “выдвижение” в рану соединительнотканых клеток (фибробластов).

**Тромботический.** От греч. thrombos – *сгусток*. Относящийся к тромбозу, вызванный тромбозом, или сопровождающийся тромбозом.

**Тромбофлебит.** От греч. thrombos – *сгусток*, phlebos – *вена* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление вен, сопровождающееся образованием венозных тромбов.

**Тромбоцитемия.** От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и haima – *кровь*. Увеличение количества тромбоцитов, циркулирующих в крови. Синоним – *тромбоцитоз*.

**Тромбоцитопатия.** От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и pathos – *страдание*. Любое нарушение процесса свёртывания крови, обусловленное дисфункциями тромбоцитов.

**Тромбоцитопения.** От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и penia – *скудность, бедность*. Патологическое снижение содержания тромбоцитов, циркулирующих в крови (меньше 60 тысяч в 1 мкл). Сопровождается *геморрагическим диатезом* (повышенной кровоточивостью).

**Тромбоцитопеническая пурпура.** От греч. thrombos – *сгусток*, kytos – *клетка* и penia – *скудность, бедность*. Мелкие точечные кровоизлияния из капилляров (см. **Петехии, Пурпура**).

**Тромбоциты.** От греч. thrombos – *сгусток* и kytos – *клетка*. Клеточные фрагменты в виде пластинок, образующиеся при разрушении мегакариоцитов костного мозга (до 1000 пластинок из одной клетки) при участии *тромбопоэтина* (см. **Грануломер, Гиаломер**). Гранулы тромбоцитов ( $\alpha$ -гранулы) содержат белки, аналогичные плазменным: фибриноген, факторы свёртывания V и VIII, фибронектин, альбумин, калликреин, тромбоспондин и  $\alpha$ 2-антиплазмин, а также специфические тромбоцитарные белки: тромбоцитарный фактор 3, фактор пластинок 4 (антигепарин),  $\beta$ -тромбоглобулин и фактор роста PDGF. Тромбоциты также способны выделять арахидоновую (эйкозотетраеновую) кислоту и превращать её в *тромбоксаны* – факторы агрегации тромбоцитов. Тромбоциты играют ключевую роль в процессе свёртывания крови (образовании тромба) при закупорке ран. Синоним – *красные пластинки* (англ. platelets).

**Тромбоэмболия.** От греч. thrombos – *сгусток*, emballo – *вталкиваю, вбрасываю*. Закупорка сосуда (эмболия) тромботическими массами при отрыве и переносе тромба (см. **Эмболия**).

**Тропановые алкалоиды.** Алкалоиды белены и мандрагоры (растений семейства паслёновых, куда также входят дурман и красавка) – первые анестетики, применявшиеся ещё в медицинской практике в Древнем Риме. Один из главных алкалоидов, получаемых из этих растений – холинолитический спазмолитик *атропин* (см. **Атропин**).

**Тропизмы.** От греч. tropos – *направление, поворот, способ, манера* (tropi – *поворот*).1. Ростовые реакции (движения), характерные для сидячих форм животных (например, коралловых полипов) или растений, определяющие их ориентацию в пространстве. Тропизмы

вызываются односторонним действием внешних раздражителей, таких как, например, свет или сила тяжести (отсюда различают *фототропизм*, *гелиотропизм* и *геотропизм*).

2. Особое сродство (предпочтение) вирусов к тому или иному органу организма-хозяина, называемому обычно “органом-мишенью”. Так, например, вирус эпидемического паротита, проникая через дыхательные пути, попадает в кровоток и отсюда поступает в слюнные железы, где и производит своё разрушительное действие. В то же время у него есть и другие, менее излюбленные мишени – половые железы, поджелудочная железа и мозговые оболочки.

**Тропомиозин.** От греч. “tropos” – *поворот* и миозин. Мышечный белок, стабилизирующий микрофиламенты фибриллярного актина (F-актина) и придающий им необходимую жёсткость. Представляет собой вытянутую в виде тяжа молекулу, состоящую из двух цепей  $\alpha$  и  $\beta$ , и укладывающуюся на молекуле F-актина в борозде между двумя спиральными нитями актина (см. **Актин**). В немышечных клетках участвует в образовании так называемых “куполов”, или “лесов” цитоскелета, окружающих ядра.

**Тропомодулины.** От греч. tropos – *поворот*, лат. modulus – *мера, соразмерность* и греч. protein – *белок*. Семейство белков, осуществляющих *кэпирование* заострённых концов (минус-концов) актиновых филаментов. Эти белки контролируют длину актиновых филаментов, находящихся в составе саркомеров в волокнах поперечно-полосатых мышц, а также актиновых филаментов в эпителиальных клетках и эритроцитах. Высокое сродство к заострённым концам проявляется в присутствии белка *тропомиозина* (см. **Тропомиозин**) Кэпирование актиновых филаментов со стороны плюс-конца (оперённого конца) осуществляется белком CapZ; через этот белок тонкие актиновые филаменты присоединяются к Z-диску.

**Тропонин.** От греч. tropos – *поворот* и protein – *белок*. Комплекс, состоящий из трёх мышечных белков, включающий: тропонин Т (TnT), тропонин I (TnI) и тропонин С (TnC), располагающийся в зоне I-дисков миофибрилл и связывающийся с тропомиозином. TnI – ингибирует взаимодействие между актином и миозином. TnC – белок, связывающий кальций (четыре иона  $Ca^{2+}$  на молекулу белка), и аналогичный белку *кальмодулину*. *Тропонин* характерен только для поперечно-полосатых мышц (см. **Кальмодулин**).

**Трофагогоны.** От греч. trophe – *питание, пища* и agogein – *привлекать*. Факторы, вырабатываемые паразитами и вызывающие в организме хозяина приток пищевых веществ к месту локализации паразита.

**Трофаллаксис.** От англ. trophallaxis < греч. trophe – *питание* и allaxis – *обмен*. Кормовые контакты (взаимное кормление) у некоторых видов общественных насекомых (например, у муравьёв, живущих в суперколониях), выраженные в обмене между особями пищей

и выделениями специальных трофических желёз (см. **Регургитация**). Обеспечивается одинаковыми запахами.

**Трофамнион.** От греч. *trophe* – *питание* и *amnion* – *защитная зародышевая оболочка*. Трофическая оболочка зародыша у паразитических перепончатокрылых, которая играет роль не только защитной оболочки, но и как специальный орган обеспечивает поступление питательных веществ из гемолимфы хозяина развивающемуся зародышу паразита. Формируется из так называемого “парануклеарного тела”, представляющего собой разросшиеся полярные тельца, окружённые ооплазмой.

**Трофический** (англ. **trophic**). От греч. *trophe* – *питание*. Имеющий отношение к питанию, пищевой.

**Трофические цепи.** От греч. *trophe* – *питание*. Условные цепи, состоящие из организмов, последовательно обеспечивающих перенос веществ и энергии в биогеохимическом цикле. Всегда состоят из продуцентов (зелёные растения), консументов (травоядные животные), хищников (плотоядных животных), а также паразитов и завершаются организмами-деструкторами, обеспечивающими минерализацию органических остатков. Синоним – *пищевые цепи*.

**Трофические яйца.** От греч. *trophe* – *питание*. Неоплодотворённые яйца у насекомых, запасаемые в качестве источника пищи для развивающегося потомства.

**Трофобласт.** От греч. *trophe* – *питание* и *blastos* (*blast*) – *росток, побег, зародыш*. Внешний слой клеток бластоцисты (первичный трофобласт), участвующий в имплантации эмбриона в стенку матки, из которого формируется плацента и внешние эмбрионные оболочки (мембраны). Внезародышевая оболочка, обеспечивающая связь эмбриона с материнским организмом. Подразделяется на муральную\* трофоэктодерму (ТЭ) и полярную ТЭ\*\*. Синоним – *трофоэктодерма*.

\*От лат. *muŕus* – *стена, край, защита* (замуровать – поместить в стену). Муральная ТЭ возникает из экстраэмбриональной трофоэктодермы; не имеет контакта с ВКМ. Участвует в образовании плаценты.

\*\*Полярная ТЭ контактирует с ВКМ и дифференцируется в экстраэмбриональную эктодерму и диплоидный эктоплацентарный конус, которые впоследствии образуют плаценту.

Как муральная, так и полярная трофоэктодерма образуют гигантские трофобластные клетки (ТГ-клетки) плаценты, или *синцитиотрофобласты*, возникающие за счёт процессов слияния клеток и *эндоредупликации* ДНК. Именно эти клетки образуют хорионические ворсинки плаценты и формируют поверхность раздела плаценты и матки (см. **Синцитиальный трофобласт**, **Хорионические ворсинки**).

**Трофобиос.** От греч. *trophe* – *питание* и *bios* – *жизнь*. Разновидность симбиоза, при которой симбионты питаются отходами жизнедеятельности других животных.

**Трофозоиды.** От греч. *trophe* – *питание*, *zoon* – *животное* и *eidōs* – *сходство, вид*. Одна из форм гидрантов (особей), развивающихся на одном столоне у гидроидных полипов. Представляет собой пример полиморфизма, проявляющегося в пределах генетически однородной популяции (см. также **Акантозоиды**, **Дактилозоиды**).

**Трофонт.** От греч. *trophe* – *питание*. Зрелая форма ресничных инфузорий – *ихтиофтириусов*, паразитирующих на рыбах. Трофонт выходит в воду и инцистируется. В цисте после многократного деления клетки образуется около 200 мелких ( $\varnothing \sim 20\text{--}30$  мкм) свободноплавающих клеток, получивших образное название “бродажки” и заражающих новых хозяев (особенно молодь рыбы).

**Трофосомы.** От греч. *trophe* – *питание* и *soma* – *тело*. Специальные органы у глубоководных обитателей – бескишечных трубчатых червей *вестиментифер*, содержащие ассоциированные симбиотические бактерии\*. Вестиментиферы живут в полной темноте на океаническом дне около гидротермальных выходов – вентов, получивших образное название “чёрные курильщики” (см. **Венты**). Другими словами, *трофосомы* – это специальные органы-культураторы симбиотических бактерий. Заражение симбионтами, по-видимому, происходит на личиночной стадии (см. **Погонофоры**). Личинки имеют нормальные рот и кишечник, и поедают органические осадки, получившие образное название “морской снег”.

\*Вестиментифера *Riftia pachytila* – червеобразный организм, сидящий в трубке. От лат. *vestis* – *покрывало*, *mentitus* – *принимать вид, симулировать* и *ferro* – *несу*. Это очень необычные животные, питание которых основано на симбиозе с хемосинтезирующими (хемотрофными) бактериями, продуцирующими органические вещества из  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ , или сульфидов, которые черви захватывают из окружающей воды и через систему кровообращения доставляют в трофофоры. Могут достигать огромных размеров (более двух метров) и жить, возможно, сотни лет.

**Трофотаксис.** От греч. *trophe* – *питание* и *taxis* – *расположение по порядку, строй*. Движение в сторону пищи, пищевой таксис.

**Трофофаза.** От греч. *trophe* – *питание* и *phasis* – *появление*. Фаза роста у микроорганизмов.

**Трофофиллы.** От греч. *trophe* – *питание* и *phyllon* – *лист*. Листья спорофилла, не образующие споры (вегетативные или трофические листья, обеспечивающие только процессы фотосинтеза).

**Трофоциты.** От греч. *trophe* – *питание* и *kystos* – *клетка*. Специализированные клетки-кормильцы у некоторых беспозвоночных (кольчатых червей, моллюсков, некоторых насекомых) с *нутриментарным*\* типом оогенеза. Представляют собой составную часть метаболического аппарата ооцита. Обеспечивают рост развивающихся ооцитов (см. **Ооцит**). Размеры трофоцитов постепенно уменьшаются по мере роста ооцитов. Синоним – *питающие клетки*.

\*От англ. *nutriment* – *питание, пища*.

**Трофоэктодерма (ТЭ).** От греч. *trophe* – *питание*, *ektos* – *снаружи* и *derma* – *кожа*. Внешний слой клеток бластоцисты. Синоним – *трофобласт*.

**Трохи.** От греч. *trochos* (*trochus*) – *обруч, колесо*. Сегменты тела, отдельные ресничные кольца у пелагических предковых форм кольчатых червей.

**Трохлеарный.** От греч. *trochlea* (*troclea*) – *подъемная машина, блок, ворот*. 1. В анатомии, блоковый, блоковидный, например, сустав (сочленение). 2. В ботанике, имеющий форму блока.

**Трохофора.** От греч. *trochos* (*trochus*) – *обруч, колесо* и *ferro* – *несу*. Личинка, характерная для многощетинковых червей (полихет – *Polychaeta*), архианнелид и некоторых моллюсков. Трохофора полихет активно плавает и питается, обеспечивая расселение полихет, а затем превращается в молодого червя.

**Трейлер.** От англ. *trailer* – *прицеп* < *trail* – *тащить*. Нетранслируемая 3'-область (последовательность) в эукариотическом гене, замыкающая кодирующую последовательность (концевая последовательность). В мРНК располагается перед областью полиаденилирования (поли А<sup>+</sup>-“хвостом” на 3'-конце). Содержит сигналы внутриклеточной локализации, а также сигналы ядерного и цитоплазматического полиаденилирования. Синоним – *трейлерная область*.

**Туберальный.** От лат. *tuber* (*tuberis*) – *нарост, шишка, горб*. Бугристый. Например, относящийся к серому бугру гипоталамуса.

**Туберкула.** От лат. *tubercula* (*tuberculum*) – *бугорок* < *tuber* – *бугор*. 1. В медицине, небольшое плотное возвышение на поверхности органа, слизистой оболочки или кожи. 2. Туберкулами также называются выступающие на передней кромке плавников (“крыльев”) наросты у горбатого кита, которые создают микротурбулентные завихрения воды, облегчающие маневренность этого гиганта и позволяющие ему значительно экономить энергию, затрачиваемую на плавание. Этот принцип строения крыла может использоваться в технике (см. **Бионика**).

**Туберкулин.** От лат. *tuberculum* – *бугорок*. Автоклавированный фильтрат культуры *Mycobacterium tuberculosis*. Используется как гаптен для диагностики туберкулеза (туберкулиновая проба).

**Туберкулёз.** От лат. *tubercula* – *бугорок* и *-osis* – *состояние*. Одно из наиболее распространённых инфекционных заболеваний, в настоящее время часто протекающее в латентной (скрытой) форме, не сопровождающейся бактериовыделением. Вызывается микобактерией *Mycobacterium tuberculosis\**, которая чаще всего поражает лёгкие (туберкулёз лёгких), однако, может инфицировать и другие органы, например, кишечник и кожу. В местах поражения образуются некротические творожистые бугорки, откуда и возникло название. Клинически заболевание сопровождается лихорадкой, истощением и ночной потливостью, а на поздних стадиях кашлем и кровохарканьем. Острый милиарный туберкулёз (от *milium* – *просо*) сопровождается образованием милиарных бугорков в различных тканях и органах, а также

токсемией. Первичный туберкулёз сопровождается образованием очагов Гона\*\* – лёгочных очагов поражения, протекающих обычно бессимптомно (очаги обызвествления, кальцинации) (см. **Микобактерии**, **Палочка Коха**, **Стрептомицин**). В прошлом туберкулёз образно называли “белой чумой”.

\*Почти треть населения Земли инфицирована этим патогеном, к тому же приобретаем полирезистентность; ежегодно бактерия убивает больше людей, чем любой другой отдельно взятый микроб.

\*\*По имени чешского бактериолога и врача А. Гона (A. Ghon, 1866–1936).

**Туберозный.** От лат. *tuberosus* – *бугристый, шишковатый* (*tuber* – *бугор* (анат.), *клубень* (бот.)). Покрытый бугорками, бугорчатый, клубеньковый\*

\*Knob (англ.) – *клубенёк* у бобовых, а также гетерохроматическое образование (выпуклое вздутие) на хромосоме.

**Тубулин.** От лат. *tubulus* – *трубочка* и *protein* – *белок*. Димерный глобулярный белок, образующий за счёт процесса полимеризации различные клеточные микротрубочки, в том числе и микротрубочки митотического веретена. Состоит из двух мономеров –  $\alpha$ - тубулина (53 kDa) и  $\beta$ -тубулина (55 kDa).

**Тубулярный.** От англ. *tubular* < лат. *tubule* (*tubulus*) – *трубочка, каналец, узкий сосуд*. Трубковидный, трубчатый (англ. син. *tubulose*).

**Тугаи\*.** Приречные (галерейные) леса, долинных районов, протянувшиеся вдоль крупных рек в полупустынных и пустынных зонах Средней и Центральной Азии (например, вдоль Амударьи и Сырдарьи). Состоят из тополя, ивы, тамарикса, лоха. Обязательным компонентом являются также тростник, рогоз и другие крупные травянистые растения.

\*Тюркское название.

**Туляремия.** Инфекционное заболевание, вызываемое неподвижной, не образующей споры бактерией *Francisella tularensis* (*Pasteurella tularensis*), которая передаётся человеку от грызунов кровососущими насекомыми. Эта схожая по симптомам с чумой и бруцеллёзом болезнь животных и человека, впервые была обнаружена в 1911 г. в Калифорнии (округ Tulare), откуда и произошло её название.

**Тумайя (Тумаја)\*.** Слово означает “Надежда жизни” – название гоминида, жившего на территории современного Чада 7 млн. лет назад. Обнаружен хорошо сохранившийся череп. Эволюционная антропология считает, что предки человека разошлись с предками человекообразных обезьян (шимпанзе) примерно 6–7 млн. лет назад.

\*Маја – в переносном смысле, мать (Мать Меркурия, в буддизме – мать Будды).

**Тумидный.** От лат. *tumidus* – *вздутый, раздувшийся, разбухший*. Отёчный. Набухший за счёт отёка, гиперемии и застоя крови и тканевой жидкости. Синоним – *тургидный*.

**Туморогенный.** От лат. *tumor* – *вздутие, опухоль* и греч. *genan* – *порождать*. Фактор, вызывающие образование опухолей.

**Туника.** От лат. *tunica* – *оболочка, кожица, кора*. 1. Мантия у оболочников (см. **Мантия**). 2. Название различных анатомических структур, например, *tunica serosa* – *серозная оболочка*, *tunica mucosa* – *слизистая оболочка*, *tunica intima* – *внутренняя оболочка кровеносных сосудов*.

**Туникамицин.** От лат. *tunica* – *оболочка, кора, кожица* и *mykes* – *гриб*. Антибиотик, влияющий на синтез пептидогликанов бактериальных стенок, а также синтез и процессинг боковых углеводных цепей в разных белках и тем самым, снижающий степень гликозилирования белков. Представляет собой ингибитор ферментов-гликозилтрансфераз, участвующих в гликозилировании гликопротеинов (подавляет перенос пептидилмурамовой кислоты из комплекса с UDP на ундекапренолфосфат).

**Турбеллярии.** От ср. лат. *turbellaria* – *маленький вихрь* < *turbo* – *приводит в волнение, круговое движение*. Класс ресничных плоских червей, большинство из которых относятся к свободно живущим водным или почвенным формам. За счёт движения ресничек могут свободно ползать по субстрату (донные коряги, водные растения, камни) или активно плавать (см. также **Планарии**). Отличительной особенностью турбеллярий является отсутствие кровеносной системы, осуществляющей транспортные функции. Наиболее примитивные формы не имеют и кишечника, например, *Turbellaria convoluta*, у которой усвоение пищи осуществляется специализированными фагоцитами, свободно блуждающими в толще пищеварительной паренхимы.

**Турбидный.** От лат. *turbidus* – *неспокойный, взволнованный, бурный* (англ. *confused*). Мутный, непрозрачный (раствор).

**Тургидный.** От лат. *turgidus* – *опухший, набухший, налитой*. Отёчный. Похожий на состояние тургора (см. **Тургор**). Синоним – *тумидный*

**Тургор.** От лат. *turgere* – *набухание* (*turgidus* – *опухший*, *turgeo* – *быть надутым*). Состояние упругости (“наполненности”) тканей и клеток. Напряжение клеточных стенок, препятствующее дальнейшему проникновению воды в клетку. В растительных клетках тургор обеспечивается за счёт вакуолей, прижимающих цитоплазму к клеточной стенке (осмотическое давление вакуолей выше осмотического давления среды). Явление тургора характерно и для животных клеток, например, тургор кожи.

**Тургесцентность.** От лат. *turgescere* – *набухать, наливать* (*turgeo* – *быть надутым*). Восстановление утраченного тургора (набухание).

**Турион.** От лат. *turio* – *молодой побег, отпрыск* и греч. *on* – *существо*. Отпрыск от почки, находящейся на подземном корневище.

**Туссок (тассок).** От англ. *tussock* – *трава, растущая хохолком*. Кочковатый луг в субантарктических областях, состоящий из кустистых ксерофильных растений.

**Туфтцин.** От англ. tuft – *пучок*. Иммуностимулятор, усиливающий активность гранулоцитов, моноцитов и лейкоцитов, специализирующихся на уничтожении инородных тел. Представляет собой простой олигопептид – тетрапептид Trp–Lys–Pro–Arg, присутствующий в крови. Обнаружено, что при остром миелоидном лейкозе в сыворотке крови уровень туфтцина резко снижается, а лейкемические клетки, обработанные туфтцином *in vitro*, погибают.

**Тучные клетки (mast cells).** Гетерогенная популяция высокоспециализированных клеток соединительной ткани (особенно подслизистой) у позвоночных – аналогов базофилов крови. Предшественники тучных клеток, попадая в ту или иную ткань, дифференцируются под влиянием микроокружения, которое и определяет их окончательный фенотип. В цитоплазме тучных клеток присутствуют многочисленные гранулы, содержащие биологически активные вещества, такие как *лейкотриены*, *протеогликаны* (гепарин), *простагландины*, *интерлейкины*, *нейтральные протеазы*, а также биогенные амины *гистамин* и *серотонин*. Как и у базофилов, на поверхности тучных клеток присутствуют высокоаффинные рецепторы для иммуноглобулинов IgE (до 300 тысяч), связывающих молекулы аллергенов, например, пыльцу в случае *сенной лихорадки* (полиноза) и приводящих к выбросу большого количества гистамина – главного фактора развития реакций немедленного типа. Поэтому секреция тучных клеток (их дегрануляция) связана с развитием аллергических реакций. АКТГ приводит к *либерации* (освобождению) из тучных клеток гепарина, активирующего гепаринзависимые липолитические ферменты (см. **Дегрануляция, Лаброциты, Мастоциты, Полиноз**).

Синонимы – *гепариноциты*, *клетки Эрлиха*, *лаброциты* (labrocytes) и *мастоциты* (устар.)

*“Мы никогда не знаем достаточно, чтобы не стремиться знать больше, чем достаточно, а образованный человек – это то, кто знает, что и где можно найти, а если не найдёт, то создаст сам”.*

Амер. биохимик Эфраим Рэкер

## У

*“...научное знание лишь добавляет восторга, тайны и трепета при созерцании цветка”.*

Ричард Фейнман (амер. физик-теоретик, Нобел. премия, 1965)

**Убаин.** Сердечный гликозид, содержащийся в наперстянке и строфанте, ингибитор  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазной помпы (АТФазы) – трансмембранного транспортного белка-носителя, откачивающего

и клеток  $\text{Na}^+$  в обмен на  $\text{K}^+$  (убаин связывается с внеклеточным фрагментом АТФазы). Одновременно подавляет и активный, сопряжённый с натриевым насосом, транспорт глюкозы в щёточной каёмке энтероцитов (см. **Энтероциты**, **Гликозиды**).

**Убиквисты.** От англ. ubiquist (лат. ubicunq̄ue (ubicumq̄ue)) – *везде, повсюду*. Организмы (виды), встречающиеся повсеместно (“всеядные” организмы). Виды с широкой экологической амплитудой.

**Убиквитин.** От лат. ubique – *везде, повсюду* и греч. protein – *белок*. Низкомолекулярный (76 аминокислотных остатков) высококонсервативный белок, присутствующий во всех клетках не только высших организмов, но и у животных других систематических групп. Из-за повсеместной (“всеядной”) встречаемости и получил своё название. Участвует в процессе модификации гистонов (*убиквитинирование* гистонов по остаткам лизина), а также выступает в качестве “чёрной метки” в циклических процессах *избирательного* внутриклеточного протеолитического расщепления белков (*убиквитин-зависимая система деградации белков*). С помощью фермента *убиквитинлигазы* присоединяется к белкам или надмолекулярным комплексам, подлежащим уничтожению (а именно, протеолитическому расщеплению в протеасомах). При этом обычно присоединяется несколько копий убиквитина и степень убиквитинирования может возрасти от 1 до 10 молекул убиквитина\*. Сами же молекулы убиквитина перед попаданием меченого белка в протеасому отсоединяются и используются повторно (см. **Протеасомы**). Интересно отметить, что митохондрии в сперматозоидах “помечены” убиквитином и потому зигота их “разбирает” на части\*\*. В результате в новом организме остаются только митохондрии, полученные от матери.

За открытие роли убиквитина в клеточной системе распада белков (*нелизосомного внутриклеточного протеолиза*) израильским учёным Аарону Чехановеру, Ирвину Роузу и Аврааму Гершко в 2004 г. была присуждена Нобелевская премия по химии.

\*Сам убиквитин способен дополнительно присоединять ещё несколько остатков убиквитина. В некоторых случаях с увеличением числа присоединённых молекул убиквитина, стабильность целевого белка, напротив, возрастает. Возможно, такой комплекс “не протискивается” в протеасому, а, возможно, что всё зависит от места “посадки” молекул убиквитина.

\*\*Высокий процент неудач при клонировании (высокий уровень летальности плодов) можно объяснить присутствием в клонированных эмбрионах двойного набора митохондрий.

**Убиквитинирование.** 1. Ковалентное связывание белков с активированными молекулами убиквитина (формирование олиго- или полицепочек убиквитина). В результате меченные убиквитином белки деградируют в протеасомах (см. **Протеасомы**). 2. Присоединение убиквитина (обычно одной молекулы) к остатку лизина в гистонах

(моноубиквитинирование). В зависимости от гистона процесс может быть вовлечён в *инактивацию* хроматина или в *инициацию* и *элонгацию* транскрипции.

**Убихинол.** Продукт восстановления *убихинона* (см. **Убихинон (Uq)**).

**Убихинон (Uq).** От лат. *ubique* – *езде, повсюду* и *хинон*. Соединение из группы линейных изопреноидов – 2,3-диметокси-5-метил-1,4-бензохинон (замещённый *бензохинон*). Входит в состав коферментов с изопреноидным “липидным якорем”\*. Является компонентом системы переноса электронов; локализован между *флавопротеидами* и *цитохромом b*. Встречается повсеместно во всех клетках, отсюда и получил своё название. Состоит из шестичленного углеродного кольца, способного акцептировать и отдавать электроны и очень длинного “хвоста” (9 или 10 *изопреноидных* звеньев). Синонимы – *коферменты Q<sub>9</sub>* и *Q<sub>10</sub>*, *коэнзимы Q*.

\*К этой же группе относятся *пластохинон* и *менахинон* (витамин K<sub>2</sub>) (см. **Филлохинон**).

**Увеальный.** От лат. *uveo* – *быть мокрым, влажным*. Мокрый, влажный, а также такое название дают тому, что смачивает. Например, увеальный тракт глаза.

**Увеит.** От лат. *uveo* – *быть мокрым, влажным* и суффикс “ит”, указывающий на воспаление. Воспаление сосудов глазного яблока (см. **Токсоплазмоз**).

**Ульнарный.** От лат. *ulna* – *локоть*. Часть руки от локтя до пальцев.

**Ультраконсервативные последовательности (элементы) генома.** От лат. *ultra* – *далее, более, сверх*. Последовательности нуклеотидов в ДНК, некодирующие белки, и одинаковые у всех позвоночных животных\*. Управляют развитием головного мозга, участвуя в регуляции экспрессии генов, кодирующих белки. Предполагается, что естественный отбор отбрасывает мутации, возникающие в этих участках генома, сохраняя их неизменными в ряду многих поколений у многих видов.

\*Впервые были описаны в 2004 г. Гиллом Бажерано (Gill Bajerano) из Стэнфордского университета (Калифорния), который обнаружил 481 одинаковую последовательность в ДНК при сравнительном анализе геномов кур, мышей, крыс и человека, предки которых разошлись более 200 млн. лет назад, и потому эти последовательности должны были бы подвергнуться изменениям в результате мутирования, но этого не произошло, что указывает на чрезвычайную функциональную важность этих последовательностей.

**Умбиликус.** От лат. *umbilicus* – *пуповина* (греч. *omphalos* – *пупок*). Пуповина.

**Умвельт\*.** От нем. *Umwelt* – *окружающая среда*. Этим словом обозначается субъективное восприятие животным (в том числе и человеком) окружающей среды. Каждое животное окружено собственным миром – миром, воспринятым собственными органами чувств, и сигналами, обработанными своей системой интерпретации. *Умвельт* сильно различается в зависимости от организма. Например,

у летучих мышей и дельфинов есть сонарные системы (ультразвуковая эхолокация, от лат. sonare – *звучать*), пчёлы видят поляризованный и ультрафиолетовый свет, электрические скаты и утконосы воспринимают среду посредством специального “электрического” органа, львы и слоны слышат инфразвуки, мир гремучей змеи формируется тепловым (инфракрасным) излучением\*\*, а миром насекомых\*\*\* управляют *феромоны* (см. **Феромоны**). *Умвельт* собаки – это богатейший мир запахов. *Умвельт* человека обладает небольшим окаёмом; он, увы, создаётся только пятью “ограниченными” органами чувств, а вот интерпретация ощущений, поступающих от них, у человека безгранична. Она обеспечивается сознанием, зависящим от предыдущего опыта, знаниями, уровнем интеллекта, озарением и интуицией. Поэтому мы воспринимаем мир абсолютно субъективно, конструируя его уникальным образом, каждый по-своему.

\*Термин ввёл в 1920-х гг. эстонский учёный-зоолог, основатель *биосемиотики* – науки о знаках, коммуникации и информации в живых организмах – предтечи *этологи* – науки о поведении животных, Якоб фон Икскюль (Уекскюль) (Jacob von Uexkull, 1894–1944).

\*\*С помощью термолокации гремучая змея “видит”, а также разыскивает в траве и в густых зарослях мелких теплокровных животных, которых она поедает; кроме того, она также должна вовремя обнаруживать крупных животных, представляющих для неё опасность.

\*\*\*У муравьёв обнаружено более 30 феромонов, многие из которых служат *топохимическими метками* – опорными раздражителями, позволяющими муравьям создавать пространственную картину окружающей среды. Исключение составляют муравьи вида *Kataglyphis*, обитающие в пустынных районах Туниса и ориентирующиеся в пространстве по Солнцу.

**Умеренные фаги\***. Фаги, обладающие двумя циклами: 1. Литическим циклом, завершающимся лизисом клетки и освобождением большого количества фаговых частиц (в основе лежит автономная репликация фага). 2. Лизогенным циклом, который заключается в том, что клетка не подвергается лизису, а содержит фаг в форме профага, встроенного в ДНК клетки. Примером такого фага может служить бактериофаг *Ми*, инфицирующий *E. coli* (см. **Профаг, Лизогения**).

\*Начало работ с умеренными фагами было положено французским микробиологом Андре Львовым (Lwoff A., 1953).

**“Умная клетка”**. Искусственно созданная клетка, способная проводить анализ уровня сахара в крови и сообразно ему продуцировать необходимое количество инсулина. Такие клетки разрабатываются в рамках клеточных технологий, как новые подходы в лечении инсулинозависимого диабета (см. **Клеточные технологии**).

**Ундулирующая мембрана**. От лат. unda – *волна*. Тонкий слой цитоплазмы – локомоторный орган некоторых типов клеток. Другими словами, волнообразные контакты клеточной мембраны с субстратом при

движении клеток. Например, фибробласты и эпителиальные клетки двигаются, благодаря волнам адгезивного контакта с субстратом. На этом основан механизм скользящего движения клеток по субстрату. Когда такая мембрана движущегося фибробласта вступает в контакт с другим фибробластом, то она теряет свою подвижность – явление известное под названием “контактное торможение”. Встречаются и противоположные реакции. Неподвижные клетки нервного гребня, из которых образуются нервные ганглии и меланобласты (меланофоры), расползаются в разные стороны, если две клетки в культуре поместить друг подле друга (отрицательный *хемотаксис*). Синоним (англ.) – *ruffled membrane*.

**Ундулиподии.** От лат. unda – волна (*undulatus* – волнистый, волнообразный), греч. podos (pus) – нога и eidos – сходство. Общее название двух типов внешних придатков клеток – двигательных органелл – ресничек\* и жгутиков\*. Все ундулиподии, будь то жгутики жгутиконосцев или сперматозоидов низших и высших растений, сперматозоидов представителей всего животного мира, или реснички свободно живущих инфузорий, наконец, реснички ресничного эпителия человека, построены по одинаковой схеме 9+2 микротрубочки\*\*. Только у прокариотов жгутики устроены проще. У бактерий в составе жгутика присутствует всего одна микротрубочка. Причем на поперечном сечении жгутиков бактерий обнаруживается не 13, а 5, 6 или 8 глобулярных субъединиц\*\*\* (см. **Микротрубочки**).

\*Реснички у инфузорий подобны вёслам; во время рабочего гребка полностью вытянуты и создают определённое тяговое усилие, а во время обратного движения реснички сгибаются и тяговое усилие оказывается меньше. За счёт разницы прямого и обратного тяговых усилий и осуществляется движение клеток инфузорий. Жгутики бактерий не совершают гребки, а вращаются подобно шнеку или штопору, как бы ввинчиваясь в жидкость. Если вращение происходит против часовой стрелки жгутик тянет за собой бактерию вперёд. При вращении жгутика по часовой стрелке бактерия может перевернуться и изменить направление движения.

\*\*На этом основании делается вывод, что все эукариоты монофилетичны (см. **Монофилия**).

\*\*\*Микротрубочки центриолей лейкоцитов человека содержат вместо 13-ти только 11 протофиламентов (на поперечном сечении – субъединиц).

**Ундуляции.** От лат. unda – волна (*undo* – вздымать волны, волноваться). Волнообразные движения плазматической мембраны (клеточной поверхности). Возникают в клетках, освобождённых от влияния соседних элементов ткани (под воздействием трипсина или версена). Наблюдаются также на электронных микрофотографиях эмбриональных клеток.

**Универсальность генетического кода.** Описательное свойство генетического кода. Оно означает, что определённому кодону (триплету

нуклеотидов) соответствует определённая аминокислота. Например, у любого организма кодон AUG кодирует метионин. Однако Природа не может существовать без исключений (это касается также и генетического кода, в котором обнаружены отклонения от универсальности). Так в митохондриальных геномах, а также в “ядерных” геномах микоплазм, цилиат\* (ресничных инфузорий) и грибов кандидов (например, *Candida cylindrica*) некоторые кодоны обладают иными смыслами, в результате чего генетический код следует называть “квазиуниверсальным”\*\*.

\*От англ. cilia < лат. cilium – ресничка, жгутик (класс простейших *Ciliata*).

\*\*От лат. qua-si – якобы, как будто, вроде, наподобие.

**Унивольтинный цикл.** От лат. unus (uni) – один и voltus < vultus – обличье, внешний вид. Термин, использующийся для обозначения репродуктивной способности паразита, дающего одно поколение в год, в отличие от *поливольтинного цикла*, т. е. нескольких поколений в год.

**Униполярные нейроны.** От лат. unus (uni) – один и polaris – относящийся к полюсу. Нейроны, имеющие один главный отросток со многими ответвлениями. Одно ответвление служит *аксоном*, а другие – *дендритами*. У беспозвоночных в основном присутствуют униполярные нейроны.

**Унипорт.** От лат. unus (uni) – один и porta – ворота. Активный транспорт, при котором только одно вещество переносится через биомембрану в одном направлении с помощью канальных или транспортных белков (см. **Симпорт**, **Антипорт**).

**Унипотентность.** От лат. unus – один и potentia – сила, способность, возможность. Способность дифференцироваться только в одном направлении. Характеристика стволовых клеток, способных дифференцироваться только в клетки одной линии. К таким клеткам, например, относятся стволовые сперматогенные клетки.

**Унипотентные клетки.** От лат. unus – один и potentia – сила, способность. Стволовые клетки взрослого организма, пополняющие пул зрелых клеток данной ткани. Характерны для обновляющихся клеточных популяций, в которых постоянная гибель клеток уравнивается высоким уровнем пролиферативной активности росткового слоя, например, в эпидермисе кожи. Синоним – “*взрослые стволовые клетки*”.

**Унитиол.** От лат. (uni)versalis – всеобщий и тиол (содержащий тиоловые группы –SH). Отечественный антидот, содержащий две тиоловые группы, весьма эффективный при отравлении соединениями ртути, мышьяка, свинца, кадмия, никеля, хрома, кобальта, некоторых радиоактивных элементов и сердечных гликозидов (выступает как донатор сульфгидрильных групп). Представляет собой водорастворимый аналог британского антилюизита.

**Унитуникатный.** От лат. unis (uni) – один и tunica – нижнее платье, покров (tunicatus – одетый в тунику). Например, *унитуникатные сумки*

лишайников, т. е. сумки, стенки которых имеют одну оболочку. *Битуникатные* сумки – сумки, имеющие две оболочки.

**Ункус.** От лат. *uncus* – *загнутый, изогнутый* (когтистый), *крюк, крючок*. Крючок, крючковидный отросток.

**Ураты.** От греч. *uron* – *моча*. Мононатриевые соли мочевой кислоты – конечного продукта метаболизма пуринов в организме человека. У организмов, неспособных к синтезу аскорбата (приматов и человека), потеря уриказы обеспечила селективные преимущества, поскольку ураты выступают в роли антиоксидантов в процессе неферментативного превращения в аллантиин, замещая антиоксидантную функцию аскорбата (см. **Уриказа, Подагра\***).

\*Накопление при подагре кристаллов урата натрия (“узлов”) в полостях, в мягких тканях и суставах, и их фагоцитоз полиморфноядерными лейкоцитами в суставной щели (синовиальной жидкости) приводят к острому подагрическому артриту. Хронический подагрический артрит, в свою очередь, приводит к деформации суставов. Угнетает процесс образования уратов (мочевой кислоты) лекарственный препарат *аллопуринол* (см. **Аллопуринол**).

**Урбаниты.** От лат. *urbanus* – *городской*. Группа заболеваний (генетических, эндокринных, токсических и аллергических), возникающих в ответ на поступление в организм человека по пищевым цепям (от водорослей и планктона, через рыб и птиц к человеку) различных токсических веществ. Наиболее значимыми из них являются гербициды, фунгициды и пестициды, вымываемые с полей в реки и водоёмы, а также химические отравляющие вещества (ХОВ), поступающие различными путями со свалок и захоронений.

**Ургентный.** От позднелат. *urgens* – *неотложный* (*urgere* – *не упускать*). Например, *ургентная диагностика* – диагностика с высокой степенью разрешения, использующая различные лучевые методы исследования, такие как компьютерная томография, ядерно-магнитно-резонансная томография, ультразвуковая диагностика и т. д., сопровождаемые компьютерными методами анализа и расшифровки получаемых данных. *Ургентное состояние* – состояние больного, требующее неотложной медицинской помощи.

**Уреаза.** От греч. *uron* (лат. *urina*) – *моча* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент аминогидролаза, расщепляющий мочевины (карбамид) на углекислый газ (CO<sub>2</sub>) и аммиак (NH<sub>3</sub>).

Интересно отметить, что извитая по форме бактерия *Helicobacter pylori* – обычный в недалёком прошлом симбионт слизистой оболочки желудка человека, ответственная, как считают, за возникновение язвенной болезни желудка (пептических язв), на самом деле активно конденсирует (“облагораживает”) агрессивную среду своего обитания – желудочный сок, содержащий соляную кислоту, путём выработки *уреазы*, и за счёт образующегося аммиака нейтрализует соляную кислоту. В результате,

изменение рН среды переводит очень плотный для бактерии желудочный сок, находящийся в состоянии геля, в менее вязкое состояние (за счёт изменения конформации белков геля), что позволяет бактерии перемещаться в толще слизи и достигать клеток желудочного эпителия.

\*От англ. (греч.) helix – *завиток, плющ, волюта* (в архитектуре).

**Уреаплазма.** Микоплазма (*Ureaplasma urealyticum*) – одна из причин уретрита. Обладает способностью продуцировать фермент уреазу, расщепляющую мочевины (см. **Уреаза**).

**Уредоспоры.** От лат. *uredo* – *ржа, ржавчина* (на растениях) и споры. Двухъядерные гаплоидные споры, образующиеся в эцидиях из дикарионных гиф. По времени появления их также называют *весенними спорами*. За лето может развиться до 6-ти поколений уредоспор, т. е. из одной эцидиоспоры образуются многие миллиарды спор (см. **Телейтоспоры, Эцидии**).

**Уреотелики.** От греч. *uron* (лат. *urina*) – *моча* и англ. *tail* – *конец, хвост*. Организмы, у которых конечным (“хвостовым”) продуктом азотистого обмена является мочевины. К *уреотеликам* относится и человек.

**Уриказы.** От англ. *uric* – *мочевой* и суффикса “аза”, обозначающего то, что это фермент. Фермент, превращающий *мочевую кислоту* в *аллантоин*. Синоним – *уратоксидаза*. У высших приматов, включая человека, наблюдается дефицит функциональной уриказы, что приводит к увеличению в крови уровня мочевой кислоты\*.

\*Дефицит возник в результате мутации в гене уриказы, произошедшей 17–13 млн. лет назад у общего предка всех современных человекообразных приматов (орангутангов, горилл, шимпанзе и бонобо) и человека. Поэтому этот же дефектный ген достался и человеку. Показано, что повышенный уровень мочевой кислоты приводит в современных условиях жизни большинства людей к развитию метаболического синдрома и накоплению в организме излишнего подкожного жира (ожирению), что в условиях дефицита пищи, возникшего в результате глобального похолодания, обеспечивало в процессе эволюции выживание человекообразных существ (см. **Метаболический синдром**).

**Урикотелики.** От англ. *uric acid* – *мочевая кислота* и *tail* – *конец, хвост*. Организмы (птицы, земноводные, рептилии), у которых конечные (“хвостовые”) продукты азотистого обмена выводятся в виде мочевой кислоты. У млекопитающих и низших приматов мочевая кислота гидролизует при участии *уриказы* до *аллантоина* – соединения, хорошо растворимого в воде (см. также **Аммонотелики**).

**Уробилин.** От греч. *uron* – *моча* и лат. *bilis* – *желчь*. Пигмент мочи, придающий ей специфическую окраску (в соответствии со степенью окисления от жёлтой до красной). Представляет собой *уропорфирин* – один из естественных продуктов распада гемоглобина (продукт распада билирубина в кишечнике).

**Уровни биологической организации.** *Протоплазматический* – характерен для Protozoa; *клеточный* – Spongia (губок); *тканевой* – Celerterata; *органный* уровень характерен для плоских червей; у немертин

возникает уже примитивный *системный* уровень, достигающий высшего развития у позвоночных.

**Урогастрон.** От греч. *uron* – моча и *gaster* (*gastros*) – желудок. Флуоресцентный пигмент – фактор мочи, тормозящий желудочную секрецию и сократительную активность желудка.

**Урокиназа.** От греч. *uron* – моча, *kinesis* – движение и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Протеиназа мочи – высокоактивный тканевый активатор плазминогена (расщепляет плазминоген до плазмина). Обладает эффектами *стрептокиназы*. Урокиназа часто образуется в больших количествах в опухолях у человека и участвует в процессах роста опухоли и её метастазирования. Поэтому может использоваться как диагностический маркёр.

**Уроксисомы.** От греч. *uron* – моча, *oxus* – кислый и *soma* – тело. Пероксисомы растений, содержащие фермент *уриказу*, расщепляющую мочевую кислоту (см. **Пероксисомы**).

**Урони́ды.** От греч. *uron* – моча и *eidos* – сходство, вид. Группа соединений, состоящая из глюкуроновой, галактурановой и гиалуроновой кислот. Их полимеры представляют гидратированные гели, способные к сильному набуханию. Урони́ды входят в состав гемицеллюлоз и слизи. Галактураниды с частично метилированными карбоксильными группами служат строительными блоками для синтеза *пектинов*.

**Уроновые кислоты.** От греч. *uron* – моча. Объединённое название β-D-маннурановой и α-L-гулурановой кислот.

**Уростиль.** От греч. *ura* – хвост и *stilos* (лат. *stilus*) – стержень (для письма), *палочка*, *стил*. 1. У костных рыб удлинённый и загнутый вверх последний хвостовой позвонок, имеющий поверхность для прикрепления опорных структур хвостового плавника (вместе с *гипуралиями* образует скелет хвостового плавника) (см. **Гипуралии**). 2. Слившиеся хвостовые позвонки в тазовом поясе скелета у бесхвостых земноводных (например, у лягушки).

**Уроподы.** От греч. *ura* – хвост и *podos* – нога. Веслообразные придатки, расположенные на последних сегментах брюшка у ракообразных. Образуют вместе с тельсоном веерообразный “хвост”, с помощью которого животные могут плыть назад (см. **Тельсон**, **Эндоподиты**).

**Уртикальная сыпь.** От лат. *urtica* – крапива < *urticula* – пузырь, мешочек. 1. Крапивница – кожное, чаще аллергическое заболевание, проявляющееся высыпанием на коже мелких волдырей и сопровождающееся зудом (см. **Пруритогены**). 2. Сыпь, возникающая в результате ожога крапивой, стрекательные клетки которой содержат гистамин и муравьиную кислоту (см. **Гистамин**, **Стрекательные клетки**). Синоним – *уртикария*.

**Участки, определяющие комплементарность (complementarity-determining region – CDR).** Аминокислотные последовательности антигенсвязывающего центра антитела, вступающие в непосредственный

контакт с детерминантами молекулы антигена. Это те участки, которые кодируются ДНК-последовательностями, подвергающимися повышенной изменчивости и называемые *гипервариабельными* (HV) областями антигенов.

*Наши познания подобны горизонту – сколько мы не движемся вперёд, а он всегда недостижим.*

## Ф

*“Где высоко стоит наука, высоко стоит и человек”. “Надо знать обо всём понемногу, но всё о немногом”.*

К. А. Тимирязев

**Фабелла.** От лат. *fabā* – боб. Сесамовидная\* кость, расположенная в сухожилиях икроножной мышцы.

\*От лат. *sesamum* – *кунжут* (кунжутное семя), сезам.

**Фабрицева сумка\*.** Центральный орган иммунной системы у птиц, продуцирующий лимфоидные клетки (здесь дифференцируются лимфоциты) и соответствующий тимусу млекопитающих. Представляет собой слепой вырост на спинной стороне клоаки (поэтому его называют клоакальным тимусом).

\*По имени итальянского анатома Джироламо Фабриция (1533–1619).

**Фавей.** От лат. *favus* (*faveolus*) – *ямка* (пчелиные соты, англ. a honeycomb). Пятно на глазном дне, место скопления зрительных рецепторов – палочек, появляющееся в процессе эволюции впервые у приматов, имеющих заглазничную перегородку, которая стабилизирует глаз, в результате чего зрение становится более острым. Считается, что вместе со стереоскопическим и трихроматическим\* зрением, появление фавей резко улучшило зрение у наших далёких предков и обеспечило их выживание в условиях резкого сокращения площадей лиственных лесов.

\*Трихроматия обеспечивала более эффективный поиск пищи – зрелых фруктов. Кроме того, у многих тропических растений листья красного цвета лучше подходят в пищу.

**Фавизм.** От ит. *favismo* < *fabā* – боб (от названия конских бобов *Vicia faba*). Заболевание, распространённое в основном у представителей народов Средиземноморья. Известно с древности\*, возникает у индивидуумов (чаще у мужчин) с генетически обусловленным дефицитом эритроцитарной глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы\*\* (Г6ФД), при употреблении в пищу бобовых (арабского блюда фалафель). Характеризуется упадком сил, высокой температурой, анемией, болями в животе, рвотой и заканчивается коматозным состоянием. Нередко *фавизм* смертелен. Синоним – *анемия приматиновая* (от англ. *primatequine* <

primakin – *примахин* – синтетический хининовый антималярийный препарат\*\*\*) (см. **Латиризм**).

\*Пифагорейцы и фламины-диалахи (жрецы в Древнем Риме) издревле воздерживались от употребления в пищу конских бобов (стратегия пищевого поведения, называемая *faba abstinere* – *воздержание от употребления бобов*).

\*\*Фермент необходим для стабилизации мембраны эритроцитов (катализирует первую реакцию пентозофосфатного пути, приводящую к образованию такого универсального восстановителя, как NADPH), и при его отсутствии она становится неустойчивой к действию некоторых соединений, в число которых входят токсичный компонент бобов *дивицин*, противомаларийный препарат *примахин* и некоторые гербициды. Эти токсичные соединения приводят к пероксидированию липидов, окислению белков и последующему разрушению мембран эритроцитов. Считается, что *фитогемагглютинины* также могут быть ответственными за нестабильность эритроцитарных мембран.

\*\*\*Известно, что люди, склонные к фавизму, невосприимчивы к малярии, особенно вызываемой *Plasmodium vivax*. Именно поэтому малярия повысила частоту носителей дефектного гена ГбФД в Средиземноморье до 20 %.

**Фавус.** От лат. *favus* (англ. a honeycomb) – *пчелиные соты*. Хроническое инфекционное грибковое заболевание волосистой части головы, кожи или ногтей. Вызывается дерматофитами родов *Trichophyton* и *Microsporium*. Синонимы – *серпиго* (*serpigo*), *дерматофития*, *дерматомикоз*.

**Фаговый иммунитет.** Способность профага, обусловленная выработкой фагового репрессора, предотвращать заражение бактерии другим фагом того же типа (см. **Профаг**, **Умеренные фаги**).

**Фаголизосомы.** От греч. *phagos* – *пожирать* и *лизосомы*. Одномембранные органеллы клетки. Образуются при слиянии *фагосом* с первичными лизосомами. Обеспечивают *гетерофагию* – расщепление чужеродного, поглощённого путём *фагоцитоза* (эндоцитоза) материала. Синонимы – *гетеролизосомы*, *эндолизосомы*.

**Фагосомы.** От греч. *phagos* – *пожирать* и *soma* – *тело*. Большие эндоцитозные (фагоцитозные) вакуоли (вариант эндосом), образующиеся при фагоцитозе крупных агрегатов макромолекул, мёртвых или живых клеток, бактерий. В цитоплазме *фагосомы* сливаются с первичными лизосомами.

**Фагофоры.** От греч. *phagos* – *пожирать* и *foresis* – *перенесение, перенос*. Затравочные органеллы цитоплазмы, из которых образуются бислойные мембранные структуры *аутофагосомы*. Процесс запускается дефицитом питательных веществ, кислородным голоданием, отсутствием факторов роста и осуществляется путём обволакивания (нуклеации) фосфолипидной мембраной, замыкающейся на себя, части цитоплазмы, содержащей нефункциональные белки или подлежащие утилизации

органоиды. Образование *фагофоры* индуцируется фрагментом белка *Beclin-1*, получившим обозначение *Agt-5* (см. **Аутофагия**).

**Фагоциты.** От греч. phagos – *пожирать* и kytos – *клетка*. Клетки белой крови, участвующие в клеточном иммунитете у животных и пожирающие различные патогены, попадающие в кровяное русло. Эти клетки имеют многочисленные синонимичные названия, такие как “*пожирающие клетки*”, *полиморфоядерные* или *полиморфонуклеарные* лейкоциты, *полиморфы*, *микрофаги*, *пиронинофилы* (последнее означает, что клетки окрашиваются красителем *пиронином*). К фагоцитам также относятся некоторые соединительнотканые клетки с функциями фагоцитоза. Фагоциты осуществляют фагоцитоз (эндоцитоз) микроорганизмов, других клеток, а также чужеродных частиц и фрагментов некротизированной ткани путём образования *рафлов* с последующим формированием *фагосом* (см. **Дебрис, Фагосомы, Рафлы**). Считается, что в процессе эволюции фагоциты возникли в результате симбиоза с одноклеточными амёбами, обладающими ярко выраженным фагоцитозом (см. **Фагоцитоз**).

**Фагоцитоз.** От греч. phagos – *пожирать* (phagein – *есть, поедать*), kytos – *клетка* и lysis – *растворение*. Разрушение фагоцитирующих клеток (фагоцитов и лейкоцитов) в процессе свёртывания крови, а также при попадании в организм цитотоксинов (цитотоксических веществ).

**Фагоцитоз\*.** От греч. phagos – *пожирать* (phagein – *есть*), kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Вариант эндоцитоза, связанный с поглощением (захватом) клеткой относительно крупных (до 0,5 мкм) агрегатов макромолекул или частиц без окружающей их жидкой среды\*\* (см. **Рофецитоз, Фагосомы**). Может быть неспецифическим или специфическим, т. е. опосредованным через рецепторы. Представляет собой ключевой процесс защиты макроорганизма от патогенных микроорганизмов, а также процесс удаления повреждённых и стареющих клеток. У млекопитающих фагоцитоз осуществляется, главным образом, *нейтрофилами, моноцитами* и *макрофагами*. Однако к фагоцитозу способны и другие клетки, например, фибробласты. В целом фагоцитоз выражен у клеток мезодермального происхождения, известных под общим названием *ретикуло-эндотелиальная система*. Механизм фагоцитоза протекает с образованием *псевдоподий*, или так называемых “ловчих парусов”, и осуществляется через актин-зависимый механизм (механизм, требующий полимеризации G-актина в F-актин, и морфологического преобразования клеточной поверхности).

\*Процесс впервые был описан в 1883 г. Ильёй Ильичом Мечниковым, обнаружившим фагоцитарную функцию у зернистых лейкоцитов.

\*\*Прикрепление клетки к подложке можно рассматривать, как попытку фагоцитировать очень большую частицу.

**Фаза пострезорбции.** От греч. *phasis* – *появление*, лат. *post* – *после* и *resorbere* – *поглощать*. Термин, использующийся в физиологии и биохимии питания. Обозначает состояние организма, развивающееся в результате голодания, при котором организм начинает использовать собственные энергетические ресурсы, существующие в виде резервов гликогена и жиров, а при крайней необходимости и белков\*, и на их основе запускает в печени образование макроэргических соединений. На ранней стадии голодания потребляется гликоген печени (за счёт включения процесса *гликогенолиза*). При этом поджелудочная железа прекращает секрецию инсулина и усиливает выделение глюкагона, что запускает процесс промежуточного метаболизма *в обратном направлении*, противоположном фазе резорбции (см. **Фаза резорбции**). При исчерпании запасов гликогена включается процесс *глюконеогенеза* – получения глюкозы из аминокислот, поступающих из мышц, а также глицерина, поступающего из жировой ткани, и образующегося в результате *липолиза*. Высвобождающиеся из жировой ткани жирные кислоты поступают в кровь и используются печенью для синтеза кетонных тел\*\*, которые, обладая хорошей растворимостью, также поступают в кровь и обеспечивают энергетические потребности многих органов и тканей на стадии, которая и получила название *пострезорбционной фазы* (см. **Гликогенолиз**, **Глюконеогенез**, **Липолиз**). Следует отметить, что головной мозг не обладает всеядностью, присущей, например, сердцу, и в норме не использует кетонные тела, однако, при крайнем истощении организма начинает их метаболизировать (см. **Мозг головной**).

\*В первую очередь используются альбумины плазмы крови, а затем и белки мышечных тканей.

\*\*Жирные кислоты, попадая в печень, распадаются в результате  $\beta$ -окисления до ацетил-КоА, который затем превращается в *кетонные тела* (см. **Кетонные тела**).

**Фаза резорбции.** От греч. *phasis* – *появление* и лат. *resorbere* – *поглощать*. Термин из физиологии и биохимии питания, обозначающий состояние организма, возникающее непосредственно после приёма пищи и продолжающееся в течение нескольких часов. Другими словами, фаза резорбции – это период всасывания питательных веществ. В результате переваривания и всасывания пищи в плазме крови возрастает концентрация аминокислот, глюкозы и триглицеридов, в результате чего поджелудочная железа отвечает увеличением секреции инсулина и уменьшением выделения глюкагона, что стимулирует печень и мышечную ткань к переходу в анаболическое состояние. Печень начинает интенсивно синтезировать и депонировать гликоген, а также синтезировать жиры, которые в виде липопротеидов очень низкой плотности (ЛПОНП) поступают в кровь и транспортируются в жировую ткань, которая также ассимилирует и жиры, поступающие из желудочно-кишечного тракта (см. **Липопротеиды**). В мышечной ткани пополняются

запасы гликогена и синтезируются мышечные белки. Длительные перерывы в питании переводят организм в другое состояние, называемое *фазой пострезорбции*, и связанное с компенсаторной деятельностью печени (см. **Фаза пострезорбции**, **Гликоген**).

**Фазмида.** От греч. *phasma* – *призрак* (видение) и *eidōs* – *сходство*.  
1. Каудальные хеморецепторы (одна из пары) у нематод класса *Phasmodia* (современная классификация – *Secernentasia*). 2. Общее название нематод класса *Secernentasia*.

**Фазы сцепления генов.** От греч. *phasis* – *появление*. Сцепленные гены могут быть в двух фазах: 1. Цис-положение, когда два гена, сцепление которых определяют, находятся в одном гомологе. 2. Транс-положение, когда два гена находятся в разных гомологах (см. **Цис-положение**, **Транс-положение**).

**Факинин.** От англ. *facoid* – *чечевицеобразный* и греч. *protein* – *белок*. Высокоспецифический и высококонсервативный белок промежуточных филаментов (“филаментов типа бус”)\*, характерных для клеток хрусталика глаза. Отвечает, наряду с белком *филензином*, за дифференцировку и свойства (упругость, прозрачность и сохранность на протяжении жизни организма) клеток хрусталика глаза (см. **Филензин**). Синоним – *кристаллин* (*crystallin*, CP49 – *crystal protein*) (см. **Кристаллины**).

Мутации в гене *факинина* ответственны за развитие у человека ранней семейной катаракты.

\*Название “филаменты” получили за характерный профиль поверхности, видимый в электронном микроскопе.

**Факомаляция.** От греч. *phaco* – *хрусталик* и *malakia* – *размягчение*. Размягчение хрусталика.

**Факэмульсификация.** От греч. *phaco* – *хрусталик* и лат. *emulsus* – *выдоенный*. Метод ультразвукового разрушения и аспирации (отсасывания) хрусталика при катаракте. Заменяет *факолиз* – метод хирургического удаления хрусталика.

**Фактор.** От лат. *factor* – *создатель, виновник, делающий, производящий* (*factus* – *искусно сделанный* < *facio* – *делать, совершать*).  
1. Причина какого-либо процесса, явления, реакции; действующее начало; одна из причин чего-либо, например, физиологического процесса. 2. Ген (наследственный фактор). 3. Жизненно важный элемент (микроэлемент, витамин, провитамин). 4. Показатель, коэффициент.

**Фактор активации тромбоцитов.** Сигнальный фактор, вырабатываемый базофилами и стимулирующий агрегацию тромбоцитов и освобождение сосудосуживающего агента *серотонина*. С химической точки зрения представляет собой *плазмалоген* – глицерофосфолипид, в котором с C1 атомом глицерина простой эфирной связью соединена алкенильная цепь, а с C2 атомом сложноэфирной связью присоединён остаток уксусной кислоты, благодаря чему фактор имеет большую растворимость в воде, чем другие глицерофосфолипиды и плазмалогены. Заместителем в фосфорной группе фактора служит холин.

**Фактор антигемофилический.** Его недостаточность приводит к развитию классической гемофилии (гемофилии А) у мужчин, связанной с половой X-хромосомой рецессивной патологией свёртывания крови. Синонимы – *антигемофилический глобулин А, фактор VIII, акцелератор конверсии протромбина.*

**Фактор Кастла\*.** Белковый фактор (мукопротеид), секретируемый цервикальными клетками желез слизистой оболочки желудка и облегчающий всасывание витамина В<sub>12</sub> (цианокобаламина) из кишечника. При пернициозной анемии (злокачественной анемии) наблюдается дефицит фактора Кастла. В слюне содержится тождественный фактор, названный *апоэритеином*. Синонимы – *внутренний фактор Кастла (Castle's intrinsic factor, intrinsic factor), гастромукопротеид.*

\*От имени американского гематолога Castle W., выделившего этот фактор.

**Фактор Кристмаса\*.** Фактор свёртывания крови, α<sub>1</sub>-глобулин, контакт-чувствительный профермент (протеаза), необходимый для образования сывороточного тромбопластина. Вместе с фактором пластинок 3, фактором VIII и Ca<sup>2+</sup> активирует фактор X (фактор Стюарта-Прауэра). При недостаточности фактора развивается гемофилия В (болезнь Кристмаса – сцеплённое с X-хромосомой рецессивное заболевание). Синонимы – *фактор IX (активированный), плазменный компонент тромбопластина.*

\*От фамилии ребёнка страдавшего гемофилией.

**Фактор некроза опухолей (ФНО-α, TNF-α)\*.** От лат. factor – *делающий, производящий*. Цитокиновый (интерлейкиновый) фактор, экспрессирующийся активированными макрофагами, цитотоксическими лимфоцитами (Т-киллерами) и натуральными киллерами (НК-клетками), действующий через специальные “рецепторы смерти”, объединённые в группу *Fas*, которые обозначаются также как CD95 или APO-1 (см. **Апоптоз, Инструктивный апоптоз**). ФНО, как и другие факторы воспаления, повышает образование и активирует ряд клеточных белков, подавляющих внутриклеточную передачу сигналов от инсулиновых рецепторов. В результате при сахарном диабете II-типа\*\* развивается инсулинорезистентность, возникающая на фоне первоначально высокого уровня инсулина в крови. Фактор некроза опухолей является важным медиатором реакций организма на лечение антибиотиками некоторых инфекционных заболеваний, вследствие которого гибель (лизис) бактерий приводит к резкому высвобождению эндотоксинов и эндотоксиноподобных веществ, что вызывает лихорадку, озноб, миалгию, гипотензию и другие симптомы, свойственные угрожающему жизни септическому шоку (см. **Септический шок, Эндотоксины**). Синоним – *кахектин* (см. **Кахектин**).

\*Название фактора возникло из-за того, что он способен активировать тромбоциты с последующим свёртыванием крови в сосудах опухоли, приводящим к инфаркту и гибели (некрозу) опухолевой ткани.

\*\*Обнаружено высокое содержание TNF- $\alpha$  в жировой ткани у крыс с ожирением и сахарным диабетом II-типа. У специально выведенных крыс, страдающих ожирением, у которых подавлено образование TNF- $\alpha$  диабет не возникает.

**Фактор роста гепатоцитов (HGF – Hepatocyte Growth Factor).** Цитокин гликопротеидной природы – сильный митоген для гепатоцитов, участвующий в процессах регенерации печени *in vivo*, отчего и получил своё название. Обладает также “локомоторной” или “мотогенной” активностью (стимулирует подвижность гепатоцитов). Рецептор HGF состоит из двух ковалентно связанных субъединиц ( $\alpha$  и  $\beta$ ); его внутриклеточный домен – тирозиновая киназа. Синоним – “*рассеивающий фактор*” (SF)\*

\*От англ. sow – *рассевать, рассеивать* и factor.

**Фактор роста нервов (ФРН, англ. NGF (Nerve Growth Factor)).** Фактор, обеспечивающий восстановление (отращивание) нервных волокон (аксонов) некоторыми типами нервных клеток. Обнаружен в секреторных гранулах клеток подчелюстных желёз животных и человека (см. **Нетрин**).

**Фактор роста сосудистого эндотелия (ФРСЭ).** Самый мощный из известных факторов ангиогенеза. Поддерживает жизнеспособность (фактор “*viability*”) и стимулирует пролиферацию клеток эндотелия, выстилающих изнутри кровеносные сосуды. При повышенной концентрации в крови вызывает “протекание” сосудов (отсюда и одно из названий фактора). Ключевой патогенный фактор васкуляризации солидных опухолей, обеспечивающий их рост (присутствует в опухолях часто в избытке). Этими же функциями обладает и *фактор роста фибробластов* (FGF). На основе МК-антител созданы препараты, нейтрализующие действие ФРСЭ и применяющиеся в терапии опухолей (см. **Авастин**). Синонимы – *фактор ангиогенеза (стимулятор ангиогенеза)* и *фактор проницаемости сосудов*.

**Фактор роста из тромбоцитов (ФРТ, PDGF).** Фактор, стимулирующий пролиферацию фибробластов (фактор компетенции фибробластов). Содержится в альфа-гранулах тромбоцитов. Освобождается и активируется при разрушении сосудистой стенки (прикреплении тромбоцитов к сосудистой стенке). Существует в трёх изоформах: гомодимеры А-А и В-В, состоящие из двух полипептидных цепей, соединённых дисульфидными мостиками и кодируемых разными генами, и гетеродимер А-В, состоящий из разных цепей.

**Фактор роста эпидермиса\*.** Полипептидный фактор с М.м. 6 kDa (53 аминокислотных остатка с высоким содержанием тирозина). Для фибробластов, стимулированных PDGF и хондроцитов, стимулированных IGF, EGF играет роль фактора прогрессии. А эмбриональные клетки крысы линии EL2 могут размножаться

в присутствии только одного EGF. Способен также стимулировать синтез ДНК в гепатоцитах и заживление ран. В клинике применяется для лечения трофических язв. Синоним – *эпидермальный фактор роста* (EGF – Epidermal Growth Factor).

\*Выделен в 1972 г. из подчелюстных желёз мыши Стенли Коэном (S. Cohen), который в 1986 г. получил за эту работу Нобелевскую премию.

**Фактор Стюарта-Прауэра.** Фактор свёртывания крови, профермент (протеаза), из группы  $\alpha$ 1-глобулинов. Является компонентом активатора протромбина. Образуется в печени (синтез зависит от витамина К). Синоним – фактор X (активированный).

**Фактор S.** Небольшой гликопептид, относящийся к *гипногенным* веществам, выделенный из мочи и ликвора человека и животных, и вызывающий медленноволновой сон (дельта-сон) при введении другим животным.

**Фактор Флетчера.** Фактор свёртывания крови (протеаза), относится к группе  $\beta$ -глобулинов плазмы крови. Проактиватор активаторов плазминогена (в общем смысле – *лизокиназа*). Синоним – *прекалликреин*.

**Фактор Хагемана\*.** Фактор свёртывания XII, из группы  $\beta$ -глобулинов плазмы крови, контакт-чувствительный профермент (протеаза). Изменяет форму при контакте с поверхностями. Активируется *калликреином* (см. **Калликреин**).

\*От имени немецкого гематолога Hageman W.

**Факторы ангиогенеза.** Вещества, секретируемые макрофагами и стимулирующие образование кровеносных сосудов в заживающих ранах и строме солидных опухолей.

**Факторы вирулентности.** “Инструменты”, с помощью которых болезнетворные бактерии обеспечивают своё выживание. Другими словами, факторы, от которых зависит инфицирующая доза патогенных микроорганизмов. Например, *Salmonella* и *Shigella* вызывают диарею, но инфицирующая доза *Salmonella* около 100 000 клеток, а у *Shigella* менее 100. К факторам вирулентности относятся: 1. Способность бактериальных пилей прикрепляться к клеткам организма-хозяина. 2. Способность вырабатывать *экзотоксины* и *эндотоксины* (микробные токсины). 3. Система бактериальной секреции, в том числе *факторы инвазии* и эффекторные белки. Используя системы секреции (специальные молекулярные секреторно-инъекционные устройства, обеспечивающие доставку в клетку организма-хозяина эффекторных белков), патогенные бактерии перестраивают многие клеточные механизмы таким образом, что позволяет им становиться более агрессивными или колонизировать более широкий спектр хозяев 4. Способность противостоять фагоцитозу (наличие или отсутствие капсулы, её свойства). 5. Способность выдерживать низкие значения pH желудка (см. **Островки патогенности, Секреторная система бактерий, Факторы инвазии**). Часто факторы вирулентности обладают структурной *мимикрией* и, либо включают продукцию патогенами гомологов хозяйских белков (например, *Salmonella*

и *Yersinia* продуцируют тирозинфосфатазу\*, имеющую сиквенное сходство с эукариотическими фосфатазами), либо обнаруживают сходство с клеточными белками на уровне трёхмерных структур (такой тип мимикрии свойственен энтеропатогенным бактериям, например, *Helicobacter*, *Listeria*, *Pseudomonas*).

\*В бактериях обычно не происходит фосфорилирование тирозина.

**Факторы инвазии.** Специальные белковые детерминанты (эффекторы) у некоторых бактерий, позволяющие им проникать внутрь клеток-хозяев. Они способствуют интернализации (поглощению) бактерий эпителиальными клетками, в норме не способными к фагоцитозу. Например, *Salmonella*, используя одну из разновидностей ТЗСС (секреторной системы бактерий) – SPI-1, инъецирует в эпителиальные клетки белковые эффекторы, перестраивающие систему актиновых микрофиламентов таким образом, что плазмалемма обволакивает и втягивает бактерию внутрь клетки (см. **Секреторная система бактерий, Факторы вирулентности**).

**Факторы инициации (IF).** От лат. factor – *делающий, производящий* и initiatio < initium – *начало*. Белковые факторы, специфически связывающиеся с малой субъединицей рибосомы в процессе инициации трансляции (факторы, обеспечивающие первую фазу трансляции – инициацию). В прокариотических организмах этих факторов три: IF1 и IF3 непосредственно связываются с 30S субъединицей, а IF2 сначала образует комплекс с GTP и только после этого связывается с 30S субъединицей, что облегчает её ассоциацию с мРНК и аминоацил-тРНК, соответствующей иницирующему кодону AUG\*. Затем с образовавшимся комплексом ассоциируется 50S-субъединица. На следующей стадии факторы инициации освобождаются, и происходит гидролиз GTP до GDP и ортофосфата (P), после чего наступает следующая фаза трансляции – *элонгация*. Эукариотические клетки содержат больше факторов инициации, и у них ведущую роль играет *кэп-структура* мРНК (см. **Кэп-структура, Факторы элонгации, Транслоказа, Фузидиевая кислота, Элонгация**).

\*У прокариот стартовая тРНК несёт *N-формилметионин*, а у эукариот – *метионин*.

**Факторы некроза опухолей (ФНО-α (TNF-α) и ФНО-β (TNF-β))\*.** Цитокины, запускающие каскад воспалительных реакций. Выступают также в роли эффекторных молекул, участвующих в реакциях апоптоза. Развитие сепсиса связано с массовой продукцией фактора некроза опухолей альфа (ФНО-α, TNF-α), индуцирующего, наряду с другими цитокинами, массовый апоптоз клеток. ФНО-α активизирует белок под названием *ядерный фактор карпа бета* (nuclear factor карпа В – *NF-kappa B*), который включает один из генов, участвующих в реакциях *воспаления и клеточной пролиферации*. Здесь просматривается явная связь между процессом воспаления и неконтролируемым клеточным делением (см. **Воспаление, Сепсис**).

\*TNF – *tumor necrosis factor*. Интересно отметить, что стимулирующее воспаление действие *TNF* и *NF-kappa B* блокирует целебная пряность *куркума* (входит в состав приправы *карри*; получают из корневищ растения *Curcuma longa*), которую в качестве *противовоспалительного* средства использовали ещё в древнеиндийской системе врачевания Аюрведа (более 5000 лет назад). Известно, что куркума, содержащая натуральное фенольное антиоксидантное соединение *куркумин* (биофлавоноид), снижает уровень холестерина в крови, помогает иммунным клеткам разрушать амилоидные бляшки, образующиеся при болезни Альцгеймера, и уменьшает воспаление суставов при ревматоидном артрите. Препарат куркумин используется также в комплексной терапии некоторых форм рака, поскольку при определённых условиях подавляет пролиферацию раковых клеток (см. **Куркумин**).

**Факторы NOD.** От лат. *nodus* – *узел*. Регуляторные факторы эндосимбиоза, иницирующие процесс заселения корневых волосков (пилей) азотфиксирующими (клубеньковыми) бактериями группы *Rhizobium* и образование корневых клубеньков (узелков)\*. Бактерии начинают синтезировать факторы NOD в ответ на специфические флавоноиды растений. С химической точки зрения факторы NOD представляют собой олигосахариды, которые, по-видимому, связываются корневым лектином, получившим название лектин-нуклеотид фосфогидролаза (LNP).

\*Англ. root galls.

**Факторы освобождения (RF).** От англ. *releasing factors*. Белки, участвующие в считывании стоп-сигналов в процессе трансляции и освобождении вновь синтезированного пептида. Терминация трансляции наступает при попадании в акцепторный участок рибосомы стоп-кодонов (UAA, UAG или UGA), которым в норме не соответствует ни одна аминокислота-тРНК. В результате **фактор-RF1** в присутствии комплекса **фактор-RF3/GTP**, поставляющего энергию, катализирует гидролитическое расщепление эфирной связи между тРНК и С-концом пептида, освобождая последний от рибосомы. Синонимы – *факторы терминации, релизинг-факторы*.

**Факторы предрасположенности (к заболеваниям).** К ним чаще всего относят определённые варианты целевых генов, ответственные за возникновение комплексных заболеваний, таких как диабет, сердечно-сосудистые заболевания, ожирение, онкологические заболевания и психические заболевания.

**Факторы R (R-факторы)\*.** От англ. *resistant* – *сопротивляющийся, стойкий*. Наиболее часто встречающиеся плазмидные факторы (представляющие собой эписомы или комбинированные генетические структуры, похожие на половые факторы), определяющие лекарственную устойчивость (резистентность) микроорганизмов. Отвечают за перенос от одних бактерий к другим устойчивости к антибиотикам,

сульфаниламидам и другим лекарственным веществам. Известны как конъюгативные (трансмиссивные), так и нетрансмиссивные R-факторы. Синоним – *факторы переноса устойчивости к антибиотикам* (англ. RTF – *resistance-transfer factor*).

\*Исследования R-факторов началось в 1955 г., когда в Японии от больного дизентерией выделили штамм шигелл, обладающих множественной устойчивостью к стрептомицину, тетрациклину, хлорамфениколу и сульфаниламидам. Эти факторы можно отнести к “зловещим” типам половых факторов (F-факторов), которые могут распространять в бактериальной микрофлоре устойчивость к антибиотикам со скоростью верхового пожара.

**Факторы риска.** Факторы, не являющиеся непосредственной причиной заболевания, но увеличивающие вероятность её возникновения. Во многих случаях такими факторами являются курение, избыточное питание, чрезмерное потребление алкоголя, неблагоприятная экологическая обстановка.

**Факторы свёртывания.** Протеолитические ферменты, принимающие участие в процессе свёртывания крови и в норме присутствующие в крови в неактивной форме (в виде проферментов). В процессе свёртывания они каскадно активируют друг друга. Обозначаются римскими цифрами (факторы II, VII, VIII, IX, X, XI, XII), или имеют соответствующие названия.

Интересно отметить, что свёртываемость крови у женщин выше, чем у мужчин. Считается, что это отличие появилось в процессе эволюции как защитный механизм уменьшения потери крови при родах и, возможно, при менструациях.

**Факторы специфичности.** Белки, обратимо ассоциирующиеся с коровой частью РНК-полимеразы (кор-ферментом) и узнающие промоторы.

**Факторы транскрипции.** Специальные белки, (белковые факторы), необходимые для инициации и регуляции процесса транскрипции, осуществляемой РНК-полимеразами, но не являющиеся самими РНК-полимеразами (см. **Транскрипция**). Обладают способностью распознавать определённые ДНК-последовательности в промоторах и связываются с ними, что обеспечивает процесс сборки транскрипционного комплекса (*транскриптосомы*) и приводит к инициации транскрипции. Выделяют *общие факторы транскрипции* (TF), среди которых обнаружены, выделены и очищены TFIIA, TFIIB, TFIID, TFIIIE, TFIIF, TFIIH и TFIIJ. Эти факторы обильно представлены в активно транскрибирующих клетках, поскольку связываются с промоторами всех экспрессирующихся генов. Кроме TF в клетках присутствуют тысячи других дополнительных регуляторных белков, так называемых *трансрегуляторных факторов*. Они взаимодействуют с регуляторными сайтами энхансеров, сайленсеров и самих промоторов, и влияют на скорость транскрипции. Наборы этих факторов в разных клетках сильно различаются (в зависимости от того,

какие гены в них активны), и они обычно представлены малым числом высокоспецифических молекул (см. **Энхансеры**, **Сайленсеры**, **Инсуляторы**). Синонимы – *транскрипционные факторы, факторы считывания генетической информации*.

**Факторы F.** От англ. fertile – *плодовый* (fertilization – *оплодотворение*). Факторы, обуславливающие конъюгацию бактерий. Другими словами, факторы, определяющие “мужской” пол бактерии ( $F^+$ )\*. Представляют собой трансмиссивные плазмиды (эписомы), контролирующие синтез F-пилей\*\* и перенос хромосомных генов от одной бактерии к другой. По отношению к бактериальной хромосоме могут существовать в автономном или интегрированном состоянии. Существуют также варианты, обозначаемые  $F'$  (F-мерогеноты, F-геноты\*\*\*). Синонимы – *половой фактор, фактор конъюгации, фактор фертильности*.

\*Женские клетки обозначаются символом  $F^-$ .

\*\*Бактерии, несущие F-пили, условно называют донорами генетического материала или “мужскими клетками”.

\*\*\*У *E. coli* известны сотни структурно различных вариантов фактора  $F'$ .

**Факторы элонгации трансляции.** От лат. elongatia – *удлинение*. Факторы удлинения полипептидной цепи при трансляции. Очень консервативные с эволюционной точки зрения белки-ферменты\*, циклически ассоциирующиеся с рибосомами и обеспечивающие включение каждой новой аминокислоты в растущую полипептидную цепь в процессе трансляции. Элонгация осуществляется следующим образом: тРНК, несущая подходящую аминокислоту, связывается с акцепторным участком рибосомы в комплексе с фактором **EF-T** (**EF-TU**), содержащим **GTP**. Затем следует гидролиз GTP (на GDP и P) и диссоциация комплекса. (Другой фактор элонгации EF-Ts обеспечивает обмен GDP на новый GTP, т. е. регенерирует комплекс **EF-TU/GTP** для присоединения новой аминоацил-тРНК к акцепторному участку рибосомы). Далее следует перенос растущей пептидной цепи связанной с тРНК, находящейся в пептидилном участке (P-участок), на аминогруппу новой аминокислоты в акцепторном участке (A-участок). Эта пептидилтрансферазная активность обеспечивается исключительно рибосомной РНК (рибозимная реакция) (см. **Рибозимы**). После переноса растущей цепи в A-участок с рибосомой связывается ещё один GTP-содержащий фактор элонгации **EF-G**. Гидролиз GTP этим фактором обеспечивает энергией продвижение (транслокацию) рибосомы чётко на один кодон в направлении 3'-конца. При этом растущая пептидная цепь сдвигается в P-участок, поскольку присоединена к тРНК, связанной своим антикодоном с кодоном мРНК. При этом A-участок освобождается и его занимает следующая аминоацил-тРНК, соответствующая новому кодону (см. **Транслоказа**, **Факторы терминации**, **Элонгация**).

\*На основе сравнения первичной последовательности факторов элонгации, взятых из клеток бактерий и архей, живущих при разных температурах, а также клеток эукариот было построено филогенетическое дерево, на основе которого реконструирована последовательность фактора у последнего общего прекембрийского предка. Затем по этой последовательности был синтезирован этот фермент и исследованы его свойства. Оказалось, что температурный оптимум для него составляет около 70 °С. Это одно из подтверждений предположения, что жизнь зародилась и первоначально эволюционировала в горячих источниках.

**Факторы Яманаки\***. Набор белков, поддерживающих состояние плюрипотентности эмбриональных стволовых клеток (ЭС-клеток). В 2006 г. японские учёные из Университета Киото под руководством Синья (Шинья) Яманака осуществили перепрограммирование\*\* клеток кожи мыши (“взрослые” дифференцированные клетки) в клетки, подобные по своим свойствам (почти идентичные) незрелым эмбриональным стволовым клеткам (ЭС-клеткам). Осуществить перепрограммирование удалось с помощью интродукции в дифференцированные клетки четырёх транскрипционных факторов (*Oct4*, *Sox2*, *Klf4* и *c-Myc*), называемых теперь *факторами Яманаки* или *факторами плюрипотентности\*\*\**. В связи с этим факторы перепрограммирования и получили своё название, а плюрипотентные стволовые клетки стали называться *индуцированными плюрипотентными стволовыми клетками* (iPSC, ИПСК). Следует отметить, что методы получения ИПСК стремительно совершенствуются (см. **Стволовые инициированные (индуцированные) клетки (iPS cells)**). В свою очередь, высокий уровень экспрессии факторов Яманаки в эмбриональных стволовых клетках контролируется и поддерживается суперэнхансерами, что очень похоже на механизм положительной обратной связи (см. **Плюрипотентные клетки, Суперэнхансеры**).

\*По имени японского исследователя Синья (Шинья) Яманака, получившего в 2012 г. вместе с английским зоологом сэром Джоном Гёрдоном Нобелевскую премию по физиологии и медицине за открытие “возможности перепрограммирования зрелых клеток в плюрипотентные” (см. **Клонирование**). Факторы также образно называют “Магическим коктейлем Яманаки” и главными регуляторами (master regulators).

\*\*Не очень удачное и не очень точное, но удобное для нашего восприятия слово. Более точное выражение использовали авторы – *индукция плюрипотентности* (Takahashi R., Yamanaka S. Induction pluripotent stem cells from mouse embryonic and adult fibroblast cultures by defined factors. Cell. 2006 Aug 25; 126(4): 663–676).

\*\*\*Процедура также называется *клеточным репрограммированием*, в результате чего клетка “забывает” своё настоящее, или, напротив, “вспоминает” своё онтогенетическое прошлое. У таких клеток “стирается память” об индивидуальном развитии и специализации (см. **Клеточная память**). В настоящее время процедура перепрограммирования клеток не требует использования протоонкогена *c-myc*.

**Факультативный.** От лат. facultatis – способность, возможность.  
1. Необязательный, нестрогий. Обладающий альтернативными возможностями (предоставляющий выбор). Например, факультативные механизмы метаболизма часто свойственны микроорганизмам.  
2. В ботанике, способный жить в разных условиях.

**Фаланги.** От греч. phalangos (phalanx) – *короткие трубчатые кости* (а также, *сустав*). 1. Небольшие трубчатые кости, образующие скелет пальцев верхних и нижних конечностей у человека, передних и задних конечностей у высших позвоночных животных. 2. Второе название *сольпуг\** – представителей отряда ядовитых животных из класса паукообразных.

\*Название образовано от лат. sol (solis) – *солнце* и fuga (fugio) – *бегство, побег*. Отсюда, сольпуга (solifuga)\*\* – “прячущаяся от солнца”. Сольпуг также называют “верблюжьими пауками”.

\*\*На латинском языке solifuga – также паук-тарантул, а solipuga (solipugna) – *белый ядовитый муравей*.

**Фаллоидины.** От названия бледной поганки *Amanita phalloides*, где лат. fallo (falsum) – *ложный, обманчивый* и -eidos – *сходство, вид*. Токсические циклические пептиды, продуцируемые бледной поганкой вида *Amanita phalloides*, связывающиеся с минус-концом актиновых микрофиламентов в клетках и предотвращающие их деполимеризацию. Длительное воздействие этих веществ на клетки вызывает их гибель. Фаллоидины по структуре близки *аманитину*, хотя у последнего другой механизм действия (см. **Аманитин, Цитохалазины**). Синоним – *фаллотоксины*.

**Фаллопиева труба (tuba Fallopi).** Маточная труба (яйцевод) – парный трубчатый *перистальтический* орган, обеспечивающий захват и прохождение в полость матки\* зрелых яйцеклеток. Маточная труба около яичника открывается в брюшную полость раструбом (воронкообразным расширением), выстланным, как и сама труба, ресничным (мерцательным) эпителием, активность которого резко возрастает во время овуляции, способствуя вытягиванию яйцеклетки из лопнувшего фолликула (см. также “**Реснитчатый лифт**”, **Цилиарный**). Средняя длина трубы у женщин детородного возраста составляет 10–12 см. В норме встреча сперматозоидов и яйцеклетки происходит в верхней трети фаллопиевой трубы, и потому в матку продвигается уже дробящаяся яйцеклетка (ранний зародыш)\*\*. Синонимы – *tuba salpinx, tuba uterina*.

\*Названы в честь итальянского анатома и врача XVI века Габриэлло Фаллопия (G. Fallopio, 1523–1562), который был учеником великого анатома эпохи Возрождения Андреаса Везалия (1514–1564).

\*\*Вследствие воспалительных процессов и образования рубцов в трубах возможна остановка зародыша в трубе и развитие опасной для жизни женщины внематочной беременности, требующей экстренной медицинской помощи (см. **Сальпингит, Сальпингоофорит**).

**Фанерофиты.** От греч. phaneros – *явный* и phyton – *растение*. “Видимые” на поверхности (явные) растения, у которых почки воспроизведения располагаются выше 50 см над землёй. В эту группу входят деревья, кустарники, деревянистые лианы (например, такие как плющ и ломонос).

**Фантомные эпидемии (пандемии).** От фр. fantome < греч. phantasma – *призрак*. Новояз, обозначающий якобы массовые инфекционные заболевания, вызываемые новыми патогенами, грозящими человечеству неслыханными бедами. Примерами таких заболеваний могут служить птичий грипп и атипичная пневмония. Уже становится ясно, что истерия в обществе создаётся и поддерживается крупными фармацевтическими компаниями и врачами, обслуживающими их и зарабатывающими огромные прибыли на нагнетании всеобщего страха, и всё же!\*

\*Птичий грипп вызывается вирусом H5N1, проявившим себя в 2003 г. в Китае и убившим более 150 человек. Вирус обладает чрезвычайно высокой полиорганной патогенностью (умирают 60 % заразившихся людей, но ещё не обладает способностью распространяться через респираторный тракт). Достаточно вспомнить, что в начале пандемии, вызванной “испанкой”, в первую волну погибли также всего несколько сотен человек, но зато во вторую - 40–50 млн.

**Фарина.** От англ. farina – *мука, крахмал*. 1. Белый мучнистый налёт (*фаринозный* – покрытый белым мучнистым налётом). 2. Крахмал. 3. Цветочная пыльца.

**Фармакология.** От греч. pharmakon – *яд, лекарство* и logos – *учение*. Наука, изучающая воздействие лекарственных средств на организм.

**Фармакогенетика.** От греч. pharmakon – *лекарство* и генетика. Раздел генетики, изучающий генетически предопределённые реакции организма на введение лекарственных препаратов. В конечном счёте, фармакогенетика исследует ассоциации между метаболическими различиями, обусловленными генетическими полиморфизмами в человеческих популяциях и, в частности, “снипами”, и ответами организма на лекарственные препараты (см. **Снипы**). Врачебная практика демонстрирует значительную вариабельность в эффективности применения лекарственных средств и их побочных действий (лекарственную толерантность или, напротив, повышенную чувствительность) у разных групп населения, отдельных индивидуумов и этносов. К сожалению, в клинической практике до сих пор существуют безадресные схемы лечения большинства заболеваний человека, предназначенные для некоего “условно усреднённого пациента”. Со временем фармакогенетика позволит подбирать лекарства индивидуально, основываясь на генотипе пациента, его образе жизни, условий среды обитания, а также на его половой принадлежности, что и откроет дорогу к истинной *персонализированной медицине* (см. “Генетический паспорт”).

**Фармаконы.** От греч. *pharmakon* – *лекарство*. Общее название современных лекарственных препаратов.

**Фармакофор.** От греч. *pharmakon* – *лекарство* и *phore* – *переносить*. Биологически активная химическая группа в составе лекарственных препаратов. Например, в основе противовирусных препаратов “Циклоферон”, “Неовир” и “Камедон”, индуцирующих синтез и освобождение В-лимфоцитами, макрофагами и нейтрофилами  $\alpha$ -2- и  $\beta$ -интерферонов, *фармакофором* служит *акридоуксусная кислота*.

**Фарнохинон.** От *фарнезил* и *хинон*. Химическое название жирорастворимого витамина К<sub>2</sub>, содержащего в качестве боковой цепи *дифарнезильный радикал*, присоединённый к 3-му С-атому (см. **Филлохинон**). Недостаток продукции витамина К кишечной микрофлорой\* (сильные поносы, применение антибиотиков) или нарушение процесса всасывания в результате закупорки желчного протока могут привести к удлинению протромбинового времени и нарушениям свёртывания крови (коагулопатиям). Связано это с тем, что витамин К необходим в качестве кофактора для синтеза остатков  *$\gamma$ -карбоксиглутаминовой кислоты (Gla)*, входящей в состав факторов свёртывания II, VII, IX и X.

\*У грудных младенцев до формирования нормальной кишечной микрофлоры снабжение организма витамином К не гарантировано, поэтому у них могут возникать *геморрагические диатезы*. Обычно беременным женщинам перед родами дают 1–2 мг витамина К (но не больше), чтобы накопить его достаточное количество у новорождённого. Из животных недостаток витамина К в пище сказывается только на цыплятах.

**Фасетка.** От фр. *facette* – *скошенная боковая грань, фаска, фасет, фацет* < лат. *facere* – *делать*. Автономный светочувствительный элемент (составная часть) сложного (фасеточного) глаза у членистоногих (насекомых). Синоним – *омматидий* – простой глазок, из множества которых состоит сложный фасеточный глаз насекомых (см. **Омматидий**).

**Фасциация.** От англ. *fasciation* < лат. *fascia* (*fasciae, fascis*) – *повязка, связка*. 1. Процесс образования связок, пучков. 2. В ботанике – ленточновидное уплощение стебля растения. Представляет собой особую форму уродства (терату)\*.

\*От греч. *teras* – *чудовище, урод*.

**Фасцин.** От лат. *fascia* – *повязка* и греч. *protein* – *белок*. Стабилизирующий белок (М.м. 55 kDa), образующий поперечные сшивки в актиновых микрофиламентах (организует филаменты в плотно упакованные пучки), входящие в состав акросомального выступа, ламеллоподий, филлоподий, стресс-фибрилл и микроворсинок, например, микроворсинок энтероцитов. В результате микроворсинки становятся жёсткими и прочными.

**Фасция.** От лат. *fascia* – *повязка* (*fascis*\* – *связка, пучок*). В анатомии и гистологии – слой фиброзной ткани, тонкая соединительнотканная

оболочка, покрывающая отдельные мышцы\*\* или группы мышц, отделяя их друг от друга, а также покрывающая поверхности тела под кожей и отдельные органы.

\*Родственное по происхождению слово – *фашизм*.

\*\*Например, *глубокая фасция*, которая также формирует оболочки нервов и сосудов, покрывает различные органы, объединяя их в компактные структуры.

**Фатальная семейная инсомния (ФСИ).** От лат. *fatalis* – *роковой* и *insomnia* – *бессонница*, где “in” – частица отрицания “не” и *somnus* – *сон*. Редкая форма наследственного генетического заболевания ЦНС, сопровождающееся астроглиозом ядер таламуса и одновременно относящееся к прионовым болезням (в мире описаны 40 семей, члены которых страдают этой патологией). Самая мучительная из всех известных прионных болезней. Больной умирает после нескольких месяцев бессонницы, страдая также расстройствами координации движения. Как и классическая форма БКЯ вызывается мутацией в прионовом гене PRP, приводящей к замене в молекуле белка приона остатка аспартата на аспарагин в 178-ой позиции с дополнением ещё одной мутации в 129-ой позиции, замещающей валин метионином (см. **Прионы, Болезнь куру, Скрепи**). Анатомически у больных, умерших от ФСИ, отмечается разрушение зрительного бугра (таламуса).

**Фауна.** От имени богини полей и лесов, покровительницы стад Фауны (Fauna\*) в древнеримской мифологии. Совокупность всех видов животных в какой-либо местности, или в каком-либо геологическом периоде. Животный мир континента, области, местности.

\*Жена Фавна (Faunus – “Благоприятствующий”) – низшего Бога (сельского божества), который почитался древними латинянами, как Бог полей и лесов, хранитель и покровитель стад.

**Фаунула.** От англ. (лат.) *faunula* – буквально, *маленькая фауна*. Фауна небольшого участка биотопа (небольшой территории обитания животных).

**Фебрильный.** От лат. *febris* (англ. *a fever*) – *лихорадка, тирексия*. Буквально, лихорадочный. Состояние, характеризующееся повышенной температурой тела\*. В клинической практике используется также термин *субфебрильный* (субфебрильная температура > 37 < 38 °С). Синоним – *пиретический*.

\*Резкое повышение температуры тела при некоторых инфекционных заболеваниях и повреждениях не только создаёт неблагоприятные условия для жизнедеятельности патогенных агентов, но и ускоряет ход биохимических процессов, повышая сопротивляемость организма. Лихорадка – это одна из защитных реакций организма.

**Федерион.** От лат. *foedus* (*federis*) – *союз, объединение* и греч. *оп* – *существо*. 1. Синузия, состоящая из одного или большего числа независимых ассоциатов. 2. Сообщество, состоящее из нескольких независимых и не враждующих друг с другом видов.

**Фекапентаны.** От лат. faex (faecis) – *осадок, отстой* (в переносном смысле – *отбросы*). Вещества, образующиеся в толстом отделе кишечника и обладающие мутагенным действием. Их образование стимулируется насыщенными жирными кислотами. Считается, что фекапентаны отвечают за процесс канцерогенеза в толстом отделе кишечника.

**Фекундация.** От лат. fecundum – *плодородный, плодоносный, плодovitый* < fecundatum – *оплодотворять* и -ia – *условия*. Оплодотворение. Синонимы – *инфекундация, инфертильность*.

**Феллема.** От греч. fellas – *пробковая кора, пробка*. Наружный слой клеток покровной ткани растений (перидермы – вторичной покровной ткани), образующийся из феллогена. Стенки клеток феллемы со временем пропитываются (импрегнируются) суберином, непроницаемым для воды и газов, а также растительными восками и отмирают, превращаясь в пробку (см. **Перидерма**).

**Феллоген.** От греч. fellas – *пробковая кора, пробка* и genan – *порождать*. Генерирующий слой клеток перидермы, откладывающий *феллодерму* и *феллему*. У древесных растений феллоген многократно закладывается в более глубоких слоях коры, а клетки, оказывающиеся от него снаружи, отмирают, превращаясь со временем в корку – третичную покровную ткань.

**Феллодерма.** От греч. fellas – *пробковая кора, пробка* и derma – *кожа*. Слой клеток перидермы, образующийся за счёт пролиферативной активности феллогена.

**Феминизация.** От лат. femina – *жена, женщина* (самка у животных).  
1. Приобретение генетически мужским организмом женских черт и свойств, например, при *синдроме тестикулярной недостаточности* у мужчин. Существует также большая группа соединений (их называют “эндокринными разрушителями” или “gender-benders”), феминизирующих мужские особи у различных видов позвоночных от рыб до млекопитающих, включая человека, путём изменения уровня половых гормонов. К ним относятся антипирены\*, фталаты, ароматические вещества, применяемые в пищевой промышленности и косметике, полихлорированные бифенилы, содержащиеся в упаковочных материалах, и пестициды.

2. Термин также применяется для описания процесса эволюции человека, поскольку хорошо известно, что форма черепа, структура волосяного покрова, размер челюстей и зубов у человека больше похожи на детёнышей обезьян, которые к тому же очень любознательны и игривы, чего нельзя сказать о взрослых особях приматов (см. **Диморфизм половой**). В данном случае термин *феминизация* имеет синоним *ювенилизация* (от лат. juvenilis – *юный, неполовозрелый*). Возможно, что ювенилизация облика и поведения взрослых гоминин была важным этапом в эволюционной истории людей, поскольку поддерживалась отбором, потому что к особям, похожим на детей, брачные партнёры

испытывали более нежные чувства, что повышало их репродуктивный успех и позволяло выигрывать эволюционную гонку.

\*Вещества, предохраняющие органические горючие материалы от воспламенения и горения.

**Феназин.** Пигмент, обладающий свойствами протозойного антибиотика. Синтезируется бактериями видов *Pseudomonas aeruginosa* и *Pseudomonas phenazinium*, откуда и произведено его название. Защищает бактерии от поедания амёбами. Кроме того, феназин обеспечивает внутривидовую конкуренцию между различными штаммами.

**Фенамин.** От греч. *phenik* – *фенол\** и *амин*. Симпатомиметический амин.

\*Где *phaino* – *освещаю* и суффикс *ol*, указывающий на то, что это спирт.

**Фенестра.** От лат. *fenestra* – *окно, отверстие, доступ* (англ. *window*).  
1. Отверстие в анатомической структуре, обычно прикрытое перепонкой. Например, *fenestra cochleae* – *отверстие улитки*. В печени *фенестры*, имеющие диаметр около 0,1 мкм, представлены эндотелиальными клетками, образующими стенки синусоидов печеночных капилляров. Функционируют как своеобразные ситовидные пластинки, служащие биологическим фильтром между синусоидальной кровью и плазмой, заполняющей пространство Диссе. 2. В клинической практике фенестрами иногда называют свищевые отверстия. 3. В энтомологии, фенестра – прозрачное пятно (например, на крыле бабочки) (см. **Фенестрированный**).

**Фенестрированный.** От лат. *fenestra* – *окно, отверстие, доступ*. Имеющий отверстия, просветы, “окна” или отверстия в органе или структуре. Например, фенестрированные капилляры имеют “окончатую” стенку, в которой отверстия прикрыты тончайшей мембраной. Синонимы – *окончатый, порозный, ячеистый*.

**Фенилкетонурия (РКУ)\*.** От *фенил* (одновалентный радикал фенола), *кетон*, греч. *uron* – *моча* и *-ia* – *условия*. Буквально, выделение фенилкетонов с мочой. Тяжёлое наследственное заболевание (аутосомно-рецессивное), связанное с нарушением обмена аминокислоты *фенилаланина*, приводящее к повышению её содержания в сыворотке и моче, а также накоплению в организме её метаболитов\*\* (в частности, фенилпировиноградной кислоты). В результате поражается ЦНС (головной и спинной мозг). Предполагается, что механизм аномалии связан с увеличением содержания фенилаланина и его метаболитов в нейронах головного и спинного мозга, что приводит к тяжёлой форме слабоумия. Фенилкетонурия – одно из немногих заболеваний, фенотипическое проявление которого можно сгладить диетой со сниженным содержанием фенилаланина. Синонимы – *болезнь Фёллинга (Фелинга), фенилпировиноградная олигофрения*.

\*Впервые болезнь описал в 1934 г. норвежский врач и физиолог Ивар Асбьёрн Фёллинг (Ivar Asbjørn Følling, 1888–1973), который

установил, что хлорид железа при этом заболевании окрашивает мочу в зелёный цвет, в то время как кетоны, присутствующие в моче, при взаимодействии с хлоридом железа окрашивают её в фиолетовый цвет. Термин “*фенилкетонурия*” ввели в 1937 г. английский медгенетик и врач Лионел Шарплз Пенроуз (Lionel Sharples Penrose, 1898–1972) и канадский биохимик Джуда Хирш Квостел (Juda Hirsch Quastle, 1899–1987).

\*\*У здоровых людей фенилаланин превращается в тирозин при участии фермента *фенилаланингидроксилазы*, а при участии других ферментов расщепляется до воды и углекислого газа. У больных фенилкетонурией повреждается ген, кодирующий фенилаланингидроксилазу, в результате фенилаланин накапливается в организме и направляется на побочные пути обменных процессов.

**Фенилтиокарбамид (ФТК).** Вещество очень горького вкуса, которое используется как эталон для выявления чувствительности людей к “горькому”. Известно, что 75 % людей (кроме африканцев, живущих южнее Сахары) хорошо ощущают вкус ФТК, а 25 % ощущают его значительно меньше или не чувствуют его горького вкуса, поскольку в этих двух популяционных группах существует различие в активности вкусовых рецепторов (рецепторного белка, кодируемого двумя вариантами гена\*) (см. **Гены чувствительности к фенилтиокарбамиду (ФТК)**). Интересно отметить, что этот ген был идентифицирован у неандертальцев, живших 48 тысяч лет назад.

\*Изменённый вариант гена кодирует рецептор, не способный связывать ФТК. Изредка (спорадически) встречается и третий вариант гена.

**Феногенетика.** От греч. *phainô* – *являю, показываю* и *генетика*. Устаревший термин, обозначающий раздел генетики, изучающий генетические основы онтогенеза. Становление феногенетики было инициировано великим русским биологом Николаем Константиновичем Кольцовым. Его не менее выдающийся ученик Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский был первым, кто начал заниматься мутагенезом и феногенетикой дрозофилы, и разработал представления о *пенетрантности* и *экспрессивности* генов, а также *системной регуляции формирования фенотипических признаков*. Синоним – *генетика онтогенеза*.

**Фенодевиант.** От греч. *phainô* – *являю, показываю* и лат. *deviatio* – *отклонение* (где *via* – *дорога, путь*). Особь (индивид), значительно отличающаяся по фенотипу от фенотипа, распространённого в той популяции, к которой принадлежит.

**Фенокопия.** От греч. *phainô* – *являю, показываю* и лат. *copia* – *обилие, множество* (точное воспроизведение чего-либо). 1. Появление у особи под влиянием внешних факторов среды, изменяющих процесс индивидуального развития, признаков, характерных для другого генотипа. 2. Термин также обозначает пороки развития, возникающие под воздействием тератогенных факторов внешней среды на развивающийся

эмбрион и не отличающиеся от генетически обусловленных пороков (ненаследственные пороки). К фенкопиям относятся ненаследственные признаки, *имитирующие* генетические нарушения (мутации). Так краснуха беременной женщины может вызвать врождённую глухоту у генетически нормального ребёнка (такой ребёнок является *фенкопией*).

3. Существует экспериментальный подход, заключающийся в имитации генетически обусловленных аномалий, путём нарушения нормального хода развития организма. Такие экспериментально вызванные дефекты (фенкопии) часто неотличимы от генетически обусловленных дефектов. Так, например, у кур конечный эффект гена *rumplessness* (“бесхвостость”) можно имитировать, если инъецировать инсулин в желточный мешок на ранней стадии развития зародыша (30 ч). При этом цыплята становятся бесхвостыми. Если же инсулин вводится на более поздних сроках (5-й день), то у цыплёнка образуется короткое надклювье (верхняя часть клюва).

**Фенокритические стадии.** От греч. *phaino* – *являю* и лат. *criticus* – *переломный*. Эмбриональные стадии развития организма, обусловленные временной специфичностью действия генов, чувствительные к действию агентов, вызывающих формирование *фенкопий*. Хорошо известно, что зачатки различных органов развивающихся организмов на определённых стадиях развития чувствительны к различным агентам, нарушающим развитие, а на других стадиях нечувствительны (см. **Фенкопия**).

**Фенология.** От греч. *phainô* – *являю, показываю* и *logos* – *учение*. Наука, изучающая явления природы, обусловленные сменой времён года.

**Феномен “моды на мутации”.** Феномен вспышек мутаций в диких поселениях дрозофил, открытый в 1937 г. советским генетиком Раисой Львовной Берг. Явление заключается в том, что в разобщённых популяциях дрозофил вдруг становится “модным” жёлтое тело (*yellow*), сменяясь затем на искривлённое брюшко (*abnormal abdomen*) или на опалённые щетинки. Это открытие подтвердило положение классика генетики Гуго де Фриза о неравномерности скорости возникновения (темпа) мутаций во времени.

**Феномен “онкогенного привыкания” (*oncogen addiction*).** Состояние клетки, при котором, несмотря на наличие множества мутаций в генах, ассоциированных с раком, один из онкогенов продолжает оставаться в выключенном состоянии; при этом такие клетки вступают на путь апоптоза.

**Феномен “slippage”.** От англ. *slip* – *сдвиг, смещение* и *page* – *полоса*. Временный конформационный дефект молекул мембранного переносчика, возникающий при увеличении трансмембранного потенциала, вследствие чего возрастает перенос анионов в одном направлении, например, через белок *полосы III*.

**Феномен “утренней зари”.** Резкое внезапное повышение концентрации глюкозы в крови (плазме) натошак в период между 5-ю

и 9-ю часами утра без предшествующей гипогликемии\*. Встречается у людей, принимающих инсулин.

\*Гипогликемия компенсаторно приводит к гипергликемии за счёт включения контринсулярных механизмов (“эффект маятника”).

**Феноптоз\***. От греч. *phaino* – *являю* и *ptos* (*ptosis*) – *падение, опущение, опадание*. Термин, обозначающий процесс запрограммированной гибели многоклеточного организма в определённом возрасте. Существует множество примеров, говорящих о том, что смерть организмов генетически запрограммирована (гибель лосося после нереста, бамбука после цветения, или так называемая “трагическая любовь кальмаров” и, наконец, очень короткая жизнь бабочки-подёнки)\*\*. Биологический смысл *феноптоза* очевиден – смена поколений, очищение популяции от особей, утративших репродуктивные функции. Старение следует рассматривать как составную часть механизма феноптоза, или по-другому, старение – это медленный феноптоз. В рамках представлений о феноптозе предпочтение отдаётся популяции, а не особи (индивиду). Отсюда, для сохранности популяции лучше умереть по правилам, чем выздороветь не по правилам. Апоптоз начинается с сигнала на самоликвидацию генома, для того, чтобы дурная овца не испортила всё стадо.

\*Термин *феноптоз* предложен академиком В. П. Скулачёвым, а слово придумано лингвистом М. Л. Гаспаровым.

\*\*Гигантская пальма тени с острова Цейлон после единственного в жизни цветения опускает свои восьмиметровые листья и засыхает.

**Фенотиазины**. Применяются как антипсихотические средства. Связываются с кальмодулином (см. **Кальмодулин**) и предотвращают его взаимодействие с кальций-зависимыми ферментами. Вызывают расслабление гладкой мускулатуры.

**Фенотип\***. От греч. *phainō* – *являю, показываю* и *typos* – *отпечатка, форма, образец*. 1. Категория или группа, в которую могут быть объединены особи (индивидуумы) на основании одного или большего числа признаков. 2. Совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе онтогенеза как результат взаимодействия генотипа и среды. В широком смысле – всё, на что влияют гены, включая и инстинкты. Другими словами, фенотип – это внешнее проявление генотипа, зависящее от имеющихся генов и от взаимодействия их аллелей, которое, в свою очередь, зависит от внутренней и внешней среды\*\*, влияющей на активность генов и обуславливающей регуляторные процессы и их модификации. Известно, что при разных генотипах часто наблюдается одинаковое проявление фенотипов, т. е. фенотип может включать в себя несколько генотипов. Например, гомозиготный генотип Rh/Rh и гетерозиготный генотип Rh/rh одинаково проявляются у человека резус-положительной группой крови. Два вида мышей *Mus musculus* и *Mus spretus* различаются по генотипу между собой примерно в той же степени, как человек и шимпанзе. Однако внешне они более сходны между собой.

Бывает и противоположная ситуация. Так геномы домашних собак сходны на 99,8 %, тогда как их внешние различия колоссальны. К сожалению, до сих пор отсутствует глубокое понимание механизмов зависимости фенотипа от генотипа, т. е. вклада генетики в фенотип, особенно это касается человека. 3. В узком значении фенотип – это особенности строения самого организма. 4. В ещё более узком значении – это какие-то отдельные признаки, интересующие нас (например, цвет кожи ил глаз).

\*Термин был введён в 1909 г. датским ботаником Вильгельмом Людвигом Иогансенем (W. L. Johannsen, 1857–1927).

\*\*Имеющиеся гены обуславливают только потенциальные возможности, реализация которых зависит от внутренней и внешней среды организма.

**Фенотипическая неоднородность (гетерогенность).** Обусловлена различными аллелями данного локуса, имеющими различные эффекты, другими словами различными мутациями в одном и том же гене. В качестве примера можно привести два типа мышечной дистрофии, обусловленной мутациями в гене гигантского белка *дистрофина*, локализованного в X-хромосоме, – миодистрофию Беккера и миодистрофию Дюшенна. Первое заболевание протекает в более умеренной форме и проявляется позже, чем второе (см. **Миодистрофия Дюшенна**).

**Фенотипы клеток.** От греч. *phaino* – *являю* и *typos* – *отпечатка, форма, образец*. В организме человека выделяют около 220 (или даже 240) функциональных форм клеток (фенотипов), различающихся паттернами (наборами) экспрессии генов, а также сигналами, определяющими, какие гены будут экспрессироваться в данный момент.

**Феомеланин.** От греч. (*pheo*)*chrom* – *тёмно-жёлтый цвет, жёлтый пигмент* и *melanos* (*melas*) – *чёрный*. Естественный гетерополимерный пигмент (группа эумеланина), образующийся из цистеина и допахинона, и обеспечивающий в основном, наряду с меланином и низкомолекулярным трихохромом, окраску волос у животных и перьев у птиц. Феомеланин имеет рыжеватый оттенок (жёлтый или красновато-коричневый) и преобладает в волосах у рыжих и блондинов (см. **Меланин**). Феомеланин накапливается в феомеланосомах, имеющих сферическую форму (см. **Феомеланосомы**).

**Феомеланосомы.** От греч. *pheo* – *тёмный* (*pheochrom* – *тёмно-жёлтый цвет, жёлтый пигмент*), *melanos* (*melas*) – *чёрный, тёмный* и *soma* – *тело*. Тип меланосом – внутриклеточных хранилищ пигментов в клетках меланоцитах, которые производят и накапливают *феомеланин* – пигмент, характерный для рыжих волос (см. **Меланин, Эумеланосомы**).

**Феопласты.** От греч. *pheo* – *тёмный* и *plastos* – *сформированный*. Пластиды бурых водорослей, у которых хлорофилл маскируется *фикобилинами* (см. **Фикобилины**).

**Феохромоцитома.** От греч. *pheochrom* (*phaeochroma*) – *тёмно-жёлтый цвет* (пигмент), *kytos* – *клетка* и *oma* – *опухоль*. Гормонально

активная опухоль, возникающая из адреналовой (из феохромных клеток мозгового слоя надпочечников – *феохромоцитов*) или экстраадреналовой хромаффинной ткани (параганглиев). Эти опухоли не дают метастазов\*, но продуцируют большие количества *катехоламинов* (адреналина, норадреналина и дофамина) даже при очень небольших (микроскопических) размерах, что вызывает не только тяжёлые гипертонические пароксизмальные кризы, которые могут привести к летальному исходу, но и сказывается катастрофически на работе головного мозга (см. **Феохромоциты**). При феохромоцитоме преадипоциты дифференцируются в клетки бурой жировой ткани (см. **Жир бурый**). Синонимы – *хромаффинома, хромаффиноцитома, феохромафинома, феохромабластома, гипертоническая эпинефрома, и параганглиома*.

\*Иногда встречаются и злокачественные феохромоцитомы, дающие метастазы в лимфатические ткани, печень и костный скелет.

**Феохромоциты.** От греч. *pheochrom* – *тёмно-жёлтый цвет* (где *phaeo* – *тёмный*) и *kytos* – *клетка*. Хромаффинная клетка параганглиев и мозговой части надпочечников. Феохромоциты могут образовывать гормонально активные опухоли *феохромоцитомы*. Синонимы – *клетка хромаффинная, клетка феохромная, хромаффиноцит*.

**Ферменты\*.** От лат. *fervere* – *кипеть*. Белковые высокоспецифические (высокоизбирательные\*\*) биокатализаторы химических процессов в живой клетке, работающие как наномашинки. В ходе реакций сами ферменты не изменяются, а только ускоряют их протекание\*\*\*. При этом скорость ферментативного процесса может быть ошеломительной: некоторые ферменты осуществляют до 1 млн. каталитических циклов в минуту. Составлен каталог ферментов, в котором каждый из них снабжён номером и “систематическим” названием. Как правило, названия ферментов оканчиваются на суффикс “аза”. Синоним – *энзимы*.

\*В научный обиход этот термин ввёл голландский иатрохимик Я. Б. ван Гельмонт (1579–1644 гг.), предположивший, что спиртовое брожение вызывается какими-то веществами. Гельмонт не придумал термин, а взял его у древнеримского учёного Плиния Старшего, который ещё в I в. н. э. процесс брожения назвал “ферментацией”, поскольку при брожении выделяются пузырьки углекислого газа и кажется, что жидкость как бы кипит.

\*\*Каждый фермент обладает *субстратной специфичностью* и катализирует только одну определённую реакцию, т. е. обладает *специфичностью действия*.

\*\*\*На самом деле ферменты не только ускоряют или замедляют уже начавшиеся биохимические реакции, но и обладают способностью их инициировать.

**Ферменты с процессивным механизмом действия.** От англ. *processive enzymes* < лат. *processio* – *движение вперёд*. Ферменты,

действующие на определённый субстрат и не отделяющиеся от него между повторяющимися каталитическими событиями.

**Фернинг.** От англ. fern – *папоротник* (мужской). Феномен *арборизации*\* цервикальной (шеечной) слизи, образующейся в середине менструального цикла. Такая слизь на препаратах кристаллизуется, образуя структуру, напоминающую по внешнему виду папоротник.

\*Арборизация – кристаллизация ветвлением (от лат. arbor – *дерево*).

**Феромоны**\*. От греч. phero – *нести* (ferēin – *несу, переношу*) и редуцированного hormao – *двигаю, возбуждаю* (гормон). Биологически активные вещества, представляющие собой средства химической коммуникации, выделяемые живыми организмами в окружающую среду, и влияющие на поведение и функциональное состояние других особей этого же вида. Феромоны – летучие вещества (пахучие химические послания), воздействующие на специальные рецепторы и активные в чрезвычайно низких концентрациях (см. **Вомероназальный орган**). Это химические регуляторы, вызывающие подпороговые стимулы, благодаря которым восприятие организмом внешнего (окружающего) мира, обусловлено не просто его отражением, а, благодаря им, сам мир, как бы, выстраивается изнутри\*\*. К феромонам относятся половые *аттрактанты* (например, у ночных бабочек\*\*\*), представляющие собой комплексы веществ, определяющих половую активность особей. В конечном счёте, феромоны – это вещества, предназначенные для особей противоположного пола (см. **Аттрактанты, Феромоны половые, Эпагоны**). В эту же группу входят вещества тревоги (“аларм-феромоны”, или сигналы опасности)\*\*\*\* и “следовые” феромоны (вещества для прокладывания пахучих следов, например, “муравьиных дорог”), а также вещества для мечения территории, определяющие социальное поведение особей. Благодаря следовым феромонам существуют гигантские колонии слепых кочевых муравьёв, способных в буквальном смысле опустошать гигантские территории в Австралии и Южной Америке. Но иногда, пересекая свой собственный след, они могут попасть в знаменитый “муравьиный круг”, из которого не могут вырваться и погибают.

У человека феромоны обладают способностью создавать так называемый “образ запаха”. К тому же, и это удивительно, они сигнализируют о состоянии иммунной системы индивидуума. Известно, что вещества, создающие “запах хряка”, не чувствуют большинство мужчин. Напротив, его хорошо чувствуют очень многие женщины. Запах гормона *андростерона* также воспринимается исключительно женщинами. К сожалению, ещё неизвестно, каким веществом женщины воздействуют на мужчин. Мужские феромоны присутствуют в запахе пота и мочи, и вырабатываются, главным образом, потовыми железами. Некоторые испытуемые женщины ощущение запаха мужских феромонов передают эмоционально ярко: “*Будто тебя окунули в дерьмо, а оно оказалось сладким*”. Различают феромоны *сигнальные*

и *запускающие*; последние способны запускать у получателя долговременные физиологические изменения (например, маточное вещество пчёл, тормозящее развитие яичников у рабочих особей). По другой классификации феромоны подразделяются на: 1. Праймер-феромоны – подготавливают реакции организма. 2. Релизер-феромоны – вызывают почти мгновенную реакцию. Следует подчеркнуть, что самый короткий анатомический вход в мозг, в том числе и для запахов, пролегает через нос. При этом левая ноздря чувствительнее к феромонам, чем правая. Интересно также отметить, что у человека существует гематогенное обоняние, заключающееся в том, что при введении пахучего вещества в кровь может ощущаться его запах. Из этого следует, что определённые клетки мозга (“обонятельный мозг”) напрямую воспринимают запахи\*\*\*\*. Механизмы восприятия запахов можно объяснить только с позиций нового направления в биологии – *квантовой биологии*, согласно которой правильнее говорить, что запахи мы слышим как музыку. Синоним – *гомотелергоны*.

\*Термин предложили в 1959 г. немецкий биохимик Петер Карльсон и швейцарский зоолог Мартин Люшер.

\*\*У человека феромоны, по-видимому, вызывают подпороговые (неосознаваемые) стимулы, предопределяющие различные влечения и, скорее всего, они служат химическими регуляторами полового влечения. К тому же, путь из носа в мозг – самый короткий путь!

В 2003 г. было обнаружено, что в моче у мышей – особей мужского пола – половых феромонов тем больше, чем интенсивнее приходилось самкам-матерям конкурировать с другими самками за возможность оставить потомство. Другими словами, промискуитетное поведение самок приводит к рождению сексуально более привлекательных самцов, по сравнению с самцами, рождёнными моногамными самками. Однако продолжительность жизни у привлекательных самцов была меньше, чем у менее сексуальных братьев, по-видимому, из-за больших энергетических затрат на производство феромонов. Это пример того, как репродуктивный успех может зависеть от факторов окружающей среды и конкуренции, и наследоваться по эпигенетическому механизму, а самки с промискуитетным поведением через своих более привлекательных сыновей имеют больше шансов распространить свои гены в популяции (см. *Эпигенетика*).

\*\*\*От греч. *attraho* – *притягиваю, привлекаю*. Самец бабочки *ночной павлиний глаз* различает запах неоплодотворённой самки на расстоянии до 11 км!

\*\*\*\*От англ. *alarm* – *тревога*. Например, в случае опасности из различных железистых резервуаров у разных видов рабочих муравьёв выделяются такие отпугивающие насекомых продукты, как цитрал (у *Atta sexdens*), цитронелал (у *Acanthomyops claviger*) (смесь этих феромонов называется цитронелла), 2-гептанон (у *Iridomyrmex pruinosus*) и дендролазин (у *Lasius fuliginosus*).

\*\*\*\*\*У человека обонятельные клетки живут всего 40 дней.

**Феромоны агрегации.** Вещества аттрактанты, обнаруженные у некоторых видов жуков-короедов и лубоедов, относящихся к родам *Dendroctonus*, *Ips*, *Scolytus*, *Xyleborus*. Привлекают к поражённому дереву других самцов и самок. Тараканы *Blattella germanica* выделяют с калом вещество также, способствующее скоплению особей в определённых местах (см. **Феромоны, Эпагоны**).

**Феромоны половые.** Секреты пахучих желёз иначе, половые аттрактанты, представляющие собой комплексы веществ, влияющих на половую активность. К ним относятся феромоны насекомых, например, *бомбикол* тутового шелкопряда или *гиплор* непарного шелкопряда – опаснейшего лесного вредителя. Американский таракан выделяет *2,2-диметил-3-изопропилденциклопропил-пропионат*, а пчелиная матка – *вещество пчелиной матки*. Некоторые млекопитающие выделяют мускусы, например, кабарга – *мускон*, а вивера американская – *цибетон* (циветон), представляющие собой циклические соединения в виде кольца углеродных атомов, содержащего 16 и 18 атомов соответственно (см. **Мускус, Цибетон**). Половые аттрактанты отличаются большой молекулярной массой, что определяет их узкую специфичность и высокую эффективность, но уменьшает летучесть и диапазон действия (см. **Феромоны**).

**Ферредоксины.** От лат. *ferrum* – *железо* и греч. *oxys* – *кислый*. Белки, содержащие железо и проявляющие свойства переносчиков электронов во многих окислительно-восстановительных процессах. Присутствуют в зелёных растениях, водорослях и анаэробных бактериях. Участвуют в процессах фотосинтеза и окислительно-восстановительных реакциях, например, при фиксации атмосферного азота.

**Ферритин\***. От лат. *ferrum* – *железо* и греч. *protein* – *белок*. Белок, вырабатываемый в печени (обнаружен также в слизистой оболочке тонкого отдела кишечника и селезёнке), связывающий и запасающий железо в форме  $Fe^{3+}$  (которое составляет до 20 % от веса белка; на одну молекулу приходится до 2000 атомов железа). В норме источником ферритина служат разрушающиеся путём фагоцитоза эритроциты, гемоглобин которых катаболизируется в макрофагах, ретикулярных клетках или гистиоцитах. При определённых состояниях ферритин может также возникать и при связывании молекулой белка экзогенного железа. Белок, освобождённый от железа, называется *апоферритином*.

Благодаря высокой электронной плотности частиц ферритина его используют для “окрашивания”  $\gamma$ -глобулинов в иммунохимических методах детекции антигенов (белков) с помощью электронного микроскопа.

\*Был выделен в кристаллической форме в 1937 г. Лауфбергером.

**Феррихромы.** От лат. *ferrum* – *железо* и греч. *chroma* – *цвет*. Циклические гексапептидные сидерофоры, синтезируемые грибами

для сольюбизации и поглощения железа в виде  $Fe^{3+}$ . Феррихромы могут использоваться и бактериями (см. **Сидерофоры**).

**Ферропротеины.** От лат. *ferrum* – *железо* и греч. *protein* – *белок*. Белки, содержащие железо в простетических группах, такие как, например, гемоглобин, миоглобин и цитохромы.

**Фертилизация.** От лат. *fertilis* – *плодоносный, плодородный, плодovitый* и *-ia* – *условия*. Процесс оплодотворения. Начинается с проникновения сперматозоида в ооцит второго порядка (не до конца созревшую яйцеклетку) и завершается слиянием мужского и женского пронуклеусов с образованием синкариона и первой клетки будущего организма – зиготы. Синоним – *фекундация* (см. **Фекундация, Оплодотворение**).

**Фертилизины.** От лат. *fertilis* – *плодоносный, плодородный* и греч. *protein* – *белок*. Гиногамоны – видоспецифичные гликопротеиды, выделяемые поверхностными структурами яиц, например, яйцами иглокожих и моллюсков, способствующие активации сперматозоидов. Усиливают их подвижность, приводят к увеличению клейкости сперматозоидов\*, что повышает вероятность их контакта с поверхностью яйца и, в результате, повышает оплодотворяющую способность сперматозоидов. Другими словами, это вещества, увеличивающие эффективность и продолжительность контакта между яйцом и спермием (см. **Гамоны**).

\*При этом сами спермии агглютинируют (слипаются) также.

**Фертильность.** От лат. *fertilis* – *плодоносный, плодородный* (*fertilitatis, fertilitas* – *плодородие, плодovitость*). Плодovitость. Способность и готовность приносить потомство.

У пчёл фертильность самки (матки) определяется способом кормления личинки в период её развития. Пчелиная матка развивается только в том случае, если личинка, находящаяся в маточнике, постоянно питается “маточным молочком”.

**Фертильный.** От лат. *fertilis* – *плодоносный, плодородный* < *fero* – *носить, нести*. Способный к оплодотворению, к зачатию (англ. *fruitfull* – *плодородный*), например, фертильные самки.

**Ферула.** От лат. *ferula* – *хлыст*. Род растений семейства зонтичных (*Umbrella*).

**Ферунгуляты.** От лат. *ferus* – *дикий, жестокий* (*fera* – *зверь*) и *angulus* – *угол, пристанище, уединённое место*. Обширная группа животных, объединённых генетическим родством, и включающая в себя кошек, собак, лошадей, коров, тюленей и китов.

**Фетальный.** От лат. *fetus* – *плод, оплодотворённый (зародыш)*. Тоже, что и эмбриональный. Относящийся к плоду. Например, фетальная сыворотка (эмбриональная сыворотка).

**Фетальные стволовые клетки.** От лат. *fetus* – *зародыш, плод, отпрыск*. Стволовые клетки, источником которых служит абортивный материал, получаемый на 9–12 неделях беременности.

**Фетация.** От англ. fetation < лат. fetus – *зародыш, плод*. Процесс развития плода (беременность).

**Фетопротеин\*.** От лат. fetus – *зародыш, плод* и греч. protei**n** – *белок*. Плодный (фетальный) белок (гликопротеид), присутствующий в больших количествах в развивающемся плоде и в крови беременных женщин (особенно во втором триместре беременности), а также в очень низких концентрациях у здоровых взрослых людей. Относится к группе карциноэмбриональных антигенов. Синтезируется печенью плода. Повышение концентрации у взрослых людей наблюдается с неизменным постоянством при некоторых предраковых заболеваниях печени, а также при злокачественных гепатоцеллюлярных формах рака печени. Поэтому фетопротеин используется в клинических исследованиях как диагностический опухолевый маркёр. Синонимы – *α-фетопротеин* (АФП), *карцино-эмбриональный белок*, *раково-эмбриональный протеин*, *фетоглобулин*.

\*Впервые был выделен в лаборатории Г. И. Абелева из сыворотки плода человека и первоначально назван ЭСБ – *эмбриональный сывороточный белок*. Позднее оказалось, что ЭСБ полностью идентичен гликопротеиду, выделенному Ю. С. Татариновым из крови больных раком печени. В настоящее время белок *α-фетопротеин* является одним из важных диагностических опухолевых маркёров, использующихся для диагностики гепатом (опухолей печени) и опухолей, возникающих из зародышевых клеток (тератом семенников) человека и животных.

**Фетор.** От лат. fetor (fetoris, foetoris) – *дурной запах* (изо рта), *зловоние*.

**Фетуин.** От лат. fetus – *плод* и греч. protei**n** – *белок*. Смесь из двух крупномолекулярных белков, обладающих поливалентными центрами. Способствуют адгезии и распластыванию клеток по стеклу культуральной посуды.

**Фетус.** От лат. fetus – *плод (зародыш), приплод*, а также *ветвь, побег, плод растения*. 1. Плод. 2. Малоподвижная и неспособная к активной жизни личинка многоножек. Относительная недоразвитость трахей, полового аппарата, органов чувств и т. д., как пишет Ю. А. Захваткин, позволяет считать фетус многоножек “*преждевременно вылупившимся эмбрионом*”.

**Фибриллин.** От лат. fibrilla – *волоконце* и греч. protei**n** – *белок*. Белок, участвующий в образовании волокнистых структур соединительной ткани, которые важны для целостности внутренних органов. Мутации в гене фибриллина приводят к развитию синдрома Марфана. Многообразие аллелей гена фибриллина выражается в различных вариантах фенотипа – от ярко выраженных до почти стёртых форм (см. **Синдром Марфана**).

**Фибриллы.** От греч. fibrilla – *волоконце* < fibra – *волокно*. Тонкие волокнистые структуры цитоплазмы, состоящие из протофибрилл. Различают фибриллы, выполняющие сократительную (двигательную)

функцию и состоящие из актина и актомиозина, и фибриллы опорные или скелетные.

**Фибрилларин.** От греч. *fibrilla* – *волоконце* и *protein* – *белок*. Специфический ядрышковый белок (36 kDa), обозначаемый как В-36. Располагается в плотном фибриллярном компоненте (ПФК) ядрышка, где участвует в модификации и процессинге пре-рРНК (45S РНК). Представляет собой *метилтрансферазу*, необходимую для модификации рРНК. Фермент действует в комплексе с тремя другими белками и малой ядрышковой РНК, привлекающей модифицирующие белки. Фибрилларин обнаруживается также в *ядрышковом матриксе* (см. **Рибосомы**).

**Фибриллярные адгезии.** От греч. *fibrilla* – *волоконце* и *адгезия*. Вид адгезионных структур, образуемых фибробластами. Присоединяются к фибронектиновым волокнам внеклеточного матрикса (ВКМ). Обогащены интегрином  $\alpha 5 \beta 1$ . Содержат также белки *парвин* и *тензин* (см. **Фокальные комплексы, Фокальные контакты**).

**Фибрилляция.** От лат. *fibrilla* – *волоконце* < *fibra* – *волокно* и греч. - *ia* – *условия*. Грозный вид аритмии сердца, характеризующийся беспорядочным (асинхронным) сокращением отдельных волокон миокарда. При фибрилляции предсердий, встречающейся с частотой 0,2–0,3 %, возможна и асинхронная работа желудочков, что приводит к нарушению гемодинамики и может приводить к инсультам и сердечной недостаточности. Фибрилляция желудочков – это острое катастрофическое состояние. На ЭКГ при фибрилляции желудочков регистрируются колебания различной формы, величины и частоты. Фибрилляция желудочков может возникнуть при гипоксии, тромбозе венечной артерии, чрезмерном растяжении или охлаждении сердца, при электротравме и передозировке некоторых лекарств и физиологически активных веществ (в том числе наркотических). Синоним – *мерцание* (мерцательная аритмия).

Лечение фибрилляции предсердий очень проблематично; обычно лекарственные средства перестают действовать через несколько месяцев после начала терапии. Новосибирские учёные из СФБМИЦ (“Клиника Мешалкина”) предложили два эффективных способа лечения: 1. В случае постоянно наблюдаемой фибрилляции предсердий хирургически убирают определённые вегетативные нервные ганглии, запускающие процесс. 2. При фибрилляции, которая возникает спорадически в определённых условиях (особенно после операций коронарного шунтирования) используют *ботулотоксин*, эффективность применения которого оказалась высокой (см. **Ботакс**).

**Фибрин.** От лат. *fibra* – *волокно* и греч. *protein* – *белок*. Волокнистый нерастворимый белок, формирующий основу тромба. Образуется из фибриногена (димерного белка с М.м. 340 kDa) под действием тромбина, путём расщепления на две субъединицы, каждая из которых состоит из трёх полипептидных цепей ( $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ ). При этом из  $\alpha$  и  $\beta$  цепей освобождаются два фибринопептида – А и В, обладающие

сосудосуживающим действием. Мономеры фибрина, остающиеся после отделения фибринопептидов, полимеризуются под действием фибринстабилизирующего фактора (*фактора XIII*).

**Фибриназа.** От лат. *fibra* – *волокно (фибрин)* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фактор свёртывания крови. Фермент трансмидаза ( $\beta$ -глобулин плазмы крови), образующийся в мегакариоцитах; присутствует в цитозоле тромбоцитов и в плазме крови. Вызывает образование ковалентных связей между мономерами фибрина и переплетение его нитей, что приводит к образованию рыхлого по структуре тромба. Синонимы – *фибринстабилизирующий фактор, фактор XIII*, ( $XIII_a$  – активированный).

**Фибриноген.** От лат. *fibra* – *волокно (фибрин)* и греч. *genan* – *порождать*. Растворимый гликопротеид плазмы крови – важнейший компонент системы свёртывания крови, превращающийся в *фибрин* под действием *тромбина* в присутствии ионов  $Ca^{2+}$ . Синтезируется преимущественно в клетках печени. Другими словами, фактор коагуляции крови.

**Фибринолиз.** От лат. *fibra* – *волокно (фибрин)* и *lysis* – *растворение*. Гидролиз фибрина. Процесс растворения сгустка крови (тромба) при участии фибринолитических ферментов, благодаря чему восстанавливается проходимость кровеносного сосуда.

**Фибринолизин.** От лат. *fibra* – *волокно (фибрин)*, *lysis* – *растворение* и греч. *proteïn* – *белок*. Сериновая протеаза с тромболитическим действием. Образуется из *проплазминогена* крови и превращается в активную форму *плазмин*. Синоним – *плазмин крови*. Высокоактивным активатором плазминогена является *урокиназа*. Для лечения тромбозов используют *стрептокиназу* – лизокиназу, вырабатываемую гемолитическим стрептококком.

**Фибринолитики.** От лат. *fibra* – *волокно (фибрин)* и *lysis* – *растворение*. Противосвёртывающие агенты плазмы крови. Особо важный фибринолитик – *антитромбин III* – препятствует образованию и действию тромбина. К фибринолитикам также относятся *протеин C*,  $\alpha 1$ -макроглобулин, инактиватор *C1*.

**Фиброаденома.** От греч. *fibra* – *волокно*, *aden* – *железа* и *oma* – *опухоль*. Доброкачественная опухоль, возникающая из железистого эпителия. Характеризуется хорошо развитой стромой и активными фибробластами. Синонимы – *аденофиброма, фиброзная аденома*.

**Фибробласты.** От греч. *fibra* – *волокно* и *blaste (blastos)* – *росток*. Слабодифференцированные клетки веретёновидной (вытянутой) или звёздчатой формы – главные клетки соединительной ткани (мезенхимы) позвоночных животных и человека, продуценты коллагенов (составляет около 30 % всех белков организма), а также эластина и мукополисахаридов – основных компонентов межклеточного вещества соединительной ткани. При патологических процессах принимают участие в фиброзировании органов и тканей, в формировании рубцов

и изолирующих капсул вокруг инородных тел и хронических очагов воспаления (см. **Фиброз**). В отличие от многих других типов клеток фибробласты не имеют гистогенетического ряда и считаются относительно недифференцированными клетками, способными дифференцироваться в *адипоциты* (см. **Адипоциты**) и клетки, продуцирующие костную и хрящевую ткань (остеобласты и остеоциты, хондробласты и хондроциты). В 2011 г. исследователям из Стэнфордского университета удалось превратить фибробласты кожи зародышей мышей в клетки-предшественники трёх основных типов нервных клеток: *нейроны*, *астроциты* и *олигодендроциты*, без промежуточной стадии превращения их в стволовые (плюрипотентные) клетки. В головном мозгу линейных новорождённых мышей, генетически не способных продуцировать миелин, эти клетки дифференцировались в олигодендроциты и формировали нормальные миелиновые оболочки. Редифференциацию фибробластов удалось получить при заражении клеток вирусами, несущими гены трёх факторов транскрипции *Brn2*, *FoxG1* и *Sox2*, уровень экспрессии которых в норме высок в клетках предшественниках нервных клеток.

Интересно также отметить, что фибробласты кожи *голового землекопа* (*Heterocephalus glaber*) в культуре не образуют сплошной монослой; их пролиферация останавливается значительно раньше и связано это с высоким содержанием в клетках ингибиторов циклиновых киназ – белков p16 и p27.

**Фиброз.** От лат. *fibra* – *волокно* и греч. *-osis* – *состояние*. Под фиброзом понимают накопление в органе фиброзной (рубцовой) ткани. Другими словами, фиброз – избыточное образование волокнистой соединительной ткани, возникающее как результат различных патологических процессов (реактивный фиброз) или повреждений (репаративный фиброз). Например, в здоровой печени процессы фиброгенеза и фибролиза находятся в равновесии. Если рубцовая ткань разрастается быстрее, чем разрушается, наступает состояние фиброзирования органа. Главный стимулятор роста соединительной ткани – фактор роста *TGF-β*. Разрастание рубцовой ткани приводит к нарушению метаболических функций органа (см. **Цирроз**). Фиброз следует рассматривать как процесс, выключающий *регенерацию* (включение коллагеновых генов в фибробластах приводит к подавлению пролиферативной активности недифференцированных клеток). Фиброз – наиболее часто встречающееся осложнение лучевой терапии, что является одной из причин, препятствующих повышению терапевтической дозы облучения мягких тканей, например, при раке легкого (см. **Фиброплазия**). Ещё один пример тяжёлого недуга, имеющего прогрессирующий характер – *идиопатический лёгочный фиброз*, при котором тонкие и нежные альвеолы замещаются грубой рубцовой тканью (см. **Идиопатический, Теломерные синдромы**).

**Фиброин.** От лат. *fibra* – *волокно* и греч. *protein* – *белок*. Фибриллярный белок из группы склеропротеинов, составляющий основу

паутины, образуемой паутинными железами пауков и некоторых паукообразных, а также шёлковых нитей, образуемых гусеницами шелкопрядов. Выделяется в виде вязкой жидкости, затвердевающей на воздухе в очень прочные\* нерастворимые нити диаметром несколько мкм. Вторичная структура фиброина построена по типу  $\beta$ -складчатого слоя.

\*Паутина прочнее и эластичнее шёлка (прочность на разрыв до 250 кг/мм<sup>2</sup>), поскольку содержит большие количества склеивающего фиброин (и клеящего) белка *серицина*. Используется для построения ловчих сетей (тенёт), яйцевых коконов, убежищ, а самцы пауков изготавливают из неё сперматофоры (сперматические сеточки). Молодь некоторых видов пауков использует длинные нити паутины как парашюты при расселении на большие расстояния с помощью ветра.

**Фиброкарцинома.** От лат. *fibra* – *волокно* и греч. *karkinoma* – *опухоль*. Злокачественная эпителиальная опухоль любой локализации (кожа, лёгкие, толстая кишка, молочная железа, шейка матки и т.д.). Характеризуется инвазивным ростом и клеточным атипизмом. Может быть недифференцированной или напоминать нормальный эпителий (см. **Карциномы, Рак**). Синонимы – *фиброзный, скirrosный рак*.

**Фиброма.** От лат. *fibra* – *волокно* и греч. *oma* – *опухоль*. Доброкачественная опухоль, происходящая из волокнистой соединительной ткани.

**Фиброматоз.** От лат. *fibra* – *волокно*, греч. *oma* – *опухоль* и *-osis* – *состояние, положение*. 1. Множественные фибромы. 2. Патологическое разрастание соединительной ткани (её гиперплазия).

**Фибромиома.** От лат. *fibra* – *волокно*, греч. *mys* (*mys*) – *мышца* и *oma* – *опухоль*. Лейомиома с преобладанием волокнистой ткани (см. **Лейомиома**). Синоним – *фибролейомиома*.

**Фибронектины.** От лат. *fibra* – *волокно*, *pexis* – *связь* и греч. *protein* – *белок*. Группа высокомолекулярных нерастворимых гликопротеинов, которые секретируются клеткой на собственную поверхность и в окружающую среду (белки клеточной поверхности, внеклеточного матрикса и сыворотки крови (растворимая форма)). Фибронектины кодируются одним геном, состоящим из 50 тысяч нуклеотидных пар и содержащим 50 экзонов. Альтернативный сплайсинг приводит к образованию 20-ти различных изомеров фибронектина. Молекулы фибронектина – димеры, состоящие из двух идентичных субъединиц (по 250 kDa каждая), связанных вблизи С-концов двумя дисульфидными мостиками. Фибронектины, как интегральные белки имеют множество доменов, с помощью которых взаимодействуют с другими компонентами межклеточного матрикса – глюкозаминогликанами (гепарансульфатом, гепарином А и В, хондроитинсульфатом), протеогликанами, а также с коллагеном (проколлагеновыми фибриллами), интегринами и фибрином. Фибронектины опосредуют межклеточную адгезию, прикрепление клеток к субстрату, их распластывание и движение по субстрату. Установлено,

что при трансформации клеток содержание фибронектина в них падает, что увеличивает вероятность метастазирования.

**Фиброплазия.** От лат. *fibra* – *волокно* и греч. *plasia* – *рыхлый, взрыхлённый*. Процесс увеличения образования фиброзной ткани без признаков опухолевого роста.

**Фиброциты.** От греч. *fibra* – *волокно* и *kytos* – *клетка*. 1. Клетки, более дифференцированные, чем фибробласты. Формируют соединительнотканную основу регенерирующих органов (входят в состав бластемы), а также участвуют в патологических процессах фиброобразования. 2. Другое название фибробластов.

**Фиброэпителиома.** От лат. *fibra* – *волокно*, греч. *epi* – *на, над*, *thele* – *сосок* и *oma* – *опухоль*. Опухоль кожи, состоящая из волокнистой соединительной ткани, пронизанной тяжами эпителиальных клеток.

**Фидер.** От англ. *feeder* – *питатель* < *feed* – *питать, кормить*. Слой поддерживающих (питающих) **неделящихся**, но сохраняющих способность к метаболической активности клеток, необходимых для выживания и функционирования некоторых типов трудно культивируемых *in vitro* клеток, например, стволовых, а также в тех случаях, когда клеток в пересеваемой суспензии мало. Обычно фидер также используют для стимуляции образования колоний. Фидерные клетки обеспечивают метаболические, протекторные и сигнальные функции, кондиционируя питательную среду. Синонимы – *фидерный слой, питающий слой*.

**Физиология.** От греч. *physis* – *природа* и *logos* – *учение* (в первоначальном смысле – *слово*). Наука о жизнедеятельности (функциях) целостного организма и его отдельных частей: клеток, тканей, органов, систем органов.

**Физогастрия.** От греч. *physis* – *природа*, *gaster* – *живот, желудок* и *-ia* – *условия*. Так называется сильное вздутие брюшка у насекомых за счёт разрастания жирового тела. У многих термитофильных насекомых, например, жуков-стафилинид, мимикрически увеличивается размер брюшка и изменяется его форма, в результате чего они сильно напоминают термитов того вида, в термитниках которого они обитают.

**Физостигмин.** Антихолинестеразный препарат, содержащий ядовитый алкалоид – растительный аналог прозерина – действующее начало ядовитых калабарских бобов\* (*африканское тропическое растение Physostigma venenosum*), откуда и получил название. Блокирует нервно-мышечную передачу возбуждения (см. также **Кураре, Стрихнин**). Используется как антагонист холинолитиков (вызывает сужение зрачков). Легко проникает через гематоэнцефалический барьер. Синоним – *эзерин*.

\*В Западной Африке использовали для наказания преступников.

**Фикобилины.** От греч. *phykos* – *водоросль* и лат. *bilis* – *желчь*. Близкие по строению к хлорофиллу, только имеющие нециклическую структуру тетрапиррольные пигменты красных (багряных) водорослей

и цианобактерий – *фикоциан*, или *фикоцианин* (синий) и *фикоэритрин* (красный) (см. **Фикобилисомы**).

**Фикобилинпротеиды.** От греч. *phykos* – *водоросль*, лат. *bilis* – *желчь*, *protein* – *белок* и *eidos* – *сходство, вид*. Сложные пигменты цианобактерий, красных и некоторых криптофитовых водорослей, участвующие в поглощении света. Состоят из белковых субъединиц, содержащих в качестве простетических групп *фикобилины*. С белковой молекулой фикобилиновая группа связана через остаток цистеина (через тиоэфирную связь). В состав фикобилинпротеидов входят фикобилины *аллофикоцианин*, *фикоцианин\** и *фикоэритрин\**, которые поглощают фотоны в диапазоне длин волн от 480 до 650 нм (см. **Фикобилины, Цианобактерии**).

\*Пигменты цианобактерий, названные в 1843 г. немецким учёным Ф. Кютцингом; сама пигментная система цианобактерий была названа в 1849 г. К. Негели *фикохромом*.

**Фикобилисомы.** От греч. *phykos* – *водоросль* и лат. *bilis* – *желчь* и греч. *soma* – *тело*. Светособирающие системы цианобактерий, прикрепленные к поверхности тилакоидов, содержащие водорастворимые дополнительные фикобилиновые пигменты, такие как *аллофикоцианин*, *фикоцианин* и *фикоэритрин*, ковалентно связанные со специальными белками (см. **Фикобилины**).

**Фикобионты.** От греч. *phykos* – *водоросль* и *biontos* – *живущий*. Водоросли, живущие в симбиозе с грибами и образующие лишайники\* (см. **Микобионты, Симбиоз**).

\*Лишайники – древнейшие организмы на Земле; они появились более 500 млн. лет назад и относятся к космополитам, живущим даже в самых неблагоприятных для жизни условиях (см. **Эндолитные лишайники**).

**Фикомицеты.** От греч. *phykos* – *водоросль* и *mykes* – *гриб*. Класс низших грибов с развитым многоядерным мицелием, не разделённым септами на клетки.

**Фикоцианины.** От греч. *phykos* – *водоросль* и *kyanos* – *лазурный, небесно-синий*. Синие пигменты из группы фикобилинов, способные поглощать и переносить на хлорофилл кванты солнечной энергии. Синонимы – *фикоцианы*, *фикоцианобилины*.

**Фикс.** Жаргонное название мельчайшего из бактериофагов φX-174 (от греч. букв “фи” и “икс”), несущего кольцевую\* “хромосому” (замкнутую в кольцо молекулу ДНК, состоящую из 5600 пар оснований).

\*Открытие кольцевой структуры ДНК бактериофага φX-174 принадлежит американскому биохимику Синхеймеру, который безуспешно пытался, разрушить молекулу ДНК фага с помощью концевых нуклеаз (экзонуклеаз).

**Фикоэритрины.** От греч. *phykos* – *водоросль* и *erythros* – *красный*. Пигменты из группы фикобилинов, играющие роль дополнительных фотосинтетических молекул-акцепторов, передающих энергию света

на хлорофилл (см. **Фикобилины, Фикоцианины**). Содержатся в клетках красных водорослей и цианобактерий.

**Филагрин.** От лат. *filamentum* – *нить*, англ. *agree* – *быть сходным, соответствовать* и греч. *protein* – *белок*. Белок, взаимодействующий в процессе дифференцировки кератиноцитов с кератиновыми филаментами с образованием в верхних слоях эпидермиса дополнительных структур – плотных эластичных комплексов, ответственных за формирование основного защитного слоя кожи. Мутации в филаггине приводят к сухости кожи и *экземе* (см. **Экзема**).

**Филадельфийская хромосома** (обозначают как **Ph**)\*. Генетический дефект, впервые обнаруженный в 1959 году в клетках больного хроническим миелоидным лейкозом (СМЛ, одна из форм лейкоза, которую называют также *миелолейкозом, миелогенным* или *гранулоцитарным лейкозом*). В образовании атипичной *филадельфийской хромосомы* участвуют 9-я и 22-я хромосомы миелоидных клеток костного мозга, между которыми происходит реципрокная (взаимная) транслокация концевых участков\*\*, в результате чего сливаются два клеточных гена *bcr* и *abl*\*\*\*, что и приводит к возникновению заболевания, характеризующегося избытком некоторых типов лейкоцитов и тяжёлой формой анемии. В настоящее время это заболевание успешно лечится с помощью нового препарата, получившего название *гливек*, действие которого направлено на подавление активности одного из ферментов, кодируемых двумя слившимися генами (см. **Хромосомные перестройки, Гливек**).

\*Название этой необычной хромосомы образовано от города Филадельфия (США) – месту проживания первого носителя, в лейкоцитах которого был обнаружен хромосомный дефект.

\*\*Делетированный фрагмент 22-ой хромосомы транслоцируется на конец длинного плеча (q-плеча) 9-хромосомы.

\*\*\*Abl-ген – трансформирующий ген, обнаруженный у онкогенного ретровируса Абельсона, вызывающего миелолейкоз грызунов (мышей), и кодирующий тирозиновую протеинкиназу, локализованную в плазматической мембране.

**Филамент.** От лат. *filum* (*fila*), *filamentum* – *тонкая нить* (англ. *thread*). Нитевидная клеточная структура, тонкое волокно. Например, *микрофиламент*, *актиновый филамент*.

**Филаментозный.** От лат. *filamentum* – *тонкая нить* и *-osis* – *состояние*. Похожий на нити, например, филаментозные (нитчатые) грибы *Aspergillus nidulans*.

**Филамин.** От лат. *filamentum* – *нить, волокно* и греч. *protein* – *белок*. Белок-стабилизатор, способствующий образованию внутриклеточной сети микрофиламентов. Вместе с  $\alpha$ -актинином образует поперечные связи (скрепки) между нитями F-актина, что приводит к формированию в цитоплазме трёхмерной гелеобразной волокнистой сети (см. **Фимбрин, Фасцин**).

**Филензины.** От лат. *filamentum* – *нить*, *lens* – *чечевица* (линза) и греч. *protein* – *белок*. Высокоспецифические и высококонсервативные белки линзовых волокон. Образуют промежуточные филаменты (“филаменты типа бус”)\*, характерные для клеток хрусталика глаза. Отвечают, наряду с белком *факинином*, за дифференцировку и свойства (упругость, прозрачность и сохранность на протяжении жизни организма) клеток – линзовых волокон хрусталика глаза\*\*. Синоним – *кристаллины* (см. **Кристаллины**).

\*Свое название филаменты получили за характерный профиль поверхности, видимый в электронном микроскопе.

\*\*Линза глаза позвоночных животных представляет собой капсулу в форме чечевицы, содержащую совокупность линзовых волокон, каждое из которых образуется в результате дифференцировки и удлинения одной эпителиальной клетки, теряющей клеточное ядро. При этом линзовые волокна синтезируют дифференцировочные белки (кристаллины–филензины) на заранее “приготовленных” матрицах РНК, образование которых происходило ещё в недифференцированных эпителиальных клетках, закладывающейся линзы глаза.

**Филипин.** От греч. *phylea* – *склонность* и *lipos* – *жир*. Полиеновый антибиотик, специфически взаимодействующий с холестеролом плазматических мембран эукариотических клеток и вызывающий образование в них агрегатов холестерина (частиц диаметром ~20 нм), что указывает на гетерогенное распределение холестерина в плазмалемме эукариотических клеток.

**Филлодий.** От греч. *phyllon* – *лист* и *eidos* – *сходство, вид*. Метаморфоз листьев, например, у насекомоядных растений, в результате которого листья превращаются в ловчий аппарат. При этом листовая черешок часто уплощается и принимает форму листовой пластинки, например, у австралийских акаций. У кактусов и барбариса листья превращаются в колючки, а у бобовых и тыквенных растений – в усики. А вот у гороха в усики превращаются только верхушечные части листа.

**Филлоиды.** От греч. *phyllon* – *лист* и *eidos* – *сходство, вид*. Буквально, “листообразные”. Выросты, похожие на листья. Внутри филлоидов отсутствуют проводящие пучки (см. **Энации**). Синоним – *микрофиллы*.

**Филлокладии.** От греч. *phyllon* – *лист*, *klados* – *ветвь* и *eidos* – *сходство, вид*. Метаморфозы побегов – листовидно расширенные ветви (листоветвь). Уплощенные листоподобные побеги, способные к фотосинтезу (имеют зелёную окраску). Характерны для растений, испытывающих недостаток влаги.

**Филлоксера.** От греч. *phyllon* – *лист* и *xeros* – *сухой, высохший*. Равнокрылые хоботные насекомые (род тлей), паразитирующие на растениях, например, на винограде. Приносят огромные убытки.

**Филломный.** От греч. *phyllon* – *лист*. Онтогенетически происходящий из листьев. Например, считается, что все части цветка, за исключением цветоложа, имеют филломную природу.

**Филломы.** От греч. *phyllon* – *лист* и *ома* – *вздутие*. Сильно изменённые боковые веточки, представляющие собой настоящие листья членистых, или клинолистных растений, к которым относятся современные хвощи.

**Филлоптоз.** От греч. *phylloptosis* – *осеннее опадение листьев* (листопад) (см. Апоптоз).

**Филлосперм.** От греч. *phyllon* – *лист* и *sperma* – *семя*. Семенной зачаток, образующийся на листьях.

**Филлотаксис.** От греч. *phyllon* – *лист* и *taxis* – *расположение по порядку*. Порядок расположения листьев (листорасположение). Может быть очередным, мутовчатым или супротивным.

**Филлофор.** От греч. *phyllon* – *лист* и *phoreo* – *несу*. Несущий листья, или листообразующий.

**Филлохинон.** От греч. *phyllon* – *лист* и *хинон*. Жирорастворимый природный витамин К<sub>1</sub> из группы линейных изопреноидов. Содержит в качестве боковой цепи фитильный радикал. Дефицит витамина К наблюдается редко, поскольку он вырабатывается микрофлорой кишечника. Участвует в процессах свёртывания крови через механизм карбоксилирования факторов свёртывания (в качестве кофактора необходим для синтеза остатков  $\gamma$ -карбоксиглутаминовой кислоты (Gla), входящей в состав факторов свёртывания II, VII, IX и X). Эффективный антагонист\* синтетических дикумариновых (кумариновых) противосвёртывающих средств (антикоагулянтов), применяющихся для лечения тромбозов (см. **Фарнохинон**).

\*Входит в состав синтетического препарата *викасола*, повышающего свёртываемость крови и устраняющего кровоточивость.

**Филовирусы.** От фр. *fil* < лат. *filum, fila* – *нить, волокно*. Семейство вирусов, названных так потому, что их частицы принимают разнообразную нитевидную форму. К ним относятся вирус Марбург, вирус Лловиу и несколько штаммов вируса Эбола (Бундибугио, Заирский, Котдивуарский, Суданский и Рестонский). Вирионы содержат одноцепочечную РНК, заключённую в липидную капсулу, на которой экспонируются выступающие наружу гликопротеиды, обеспечивающие прикрепление частиц к инфицируемой клетке. Вирусы проникают в организм через ранки, трещины и порезы в коже, а также через слизистые оболочки носоглотки и глаз. При заражении человека мишенью вируса в первую очередь становятся клетки иммунной системы – дендритные и макрофаги. В результате вирус эффективно распространяется по всему организму, парализуя работу иммунной системы. Он также поражает кровеносные сосуды органов, что приводит к коллапсу сосудистой системы и геморрагиям, ухудшающим их кровоснабжение и провоцирующим заражение крови (сепсис). Кроме

того, геморагии способствуют заражению новых жертв и взрывоподобному распространению вируса (см. **Вирусные геморагические лихорадки, Вирус Эбола**).

**Филогенез.** От греч. *phylon (phyle) – раса, племя, колено* и *genesis – происхождение, развитие* (или *geneia – исток*). Полная эволюционная история вида (эволюционная родословная), включая процесс образования и развития более высоких таксономических подразделений – родов, семейств, отрядов, классов и типов в течение всего времени существования жизни на земле (см. также **Онтогенез**). На основе анализа последовательностей генов рибосомной РНК (рРНК) построено универсальное филогенетическое “Древо жизни”, в котором **условно** отражено взаимное эволюционное положение бактерий, архей и эукариот, берущих начало от гипотетического “общего предка” (см. **ЛУКА**). Синоним – *филогения* (см. **Филогения**).

**Филогенетика.** От греч. *phyle – племя, колено* и *генетика*. Раздел эволюционной науки, изучающий закономерности исторического развития различных таксономических групп организмов в течение геологического времени.

**Филогенетический.** От греч. *phyle – племя, колено* и *genesis – происхождение, развитие*. Имеющий отношение к филогенезу. Например, *филогенетический ряд*.

**Филогения\***. От греч. *phyle – племя, колено* и *geneia – исток*. Под филогенией понимают ход, скорость и характер эволюции той или иной группы организмов в пределах геологического времени. Синоним – *филогенез* (см. **Филогенез**).

\*Термин впервые был предложен немецким биологом-эволюционистом Эрнестом Геккелем (Haeckel, 1834–1919) взамен более старого термина “систематика”. Геккель также предложил первое “родословное древо” животного мира, сформулировал *биогенетический закон* и создал теорию происхождения многоклеточных организмов от двухслойного предка под названием “гаструла”.

**Филозный.** От англ. *filose – нитевидный* < лат. *filō – вытягивать в нитку, прядь*. 1. Нитевидный. 2. Имеющий нитевидную структуру.

**Филопатрия.** От греч. *phileō – люблю, patrēr – отец* и *-ia – условия*. Термин, обозначающий феномен привязанности особи к месту своего рождения.

(Поражает и удивляет способность половозрелых особей лососевых рыб находить дорогу к месту своего появления на свет!).

**Филоподии.** От фр. *fil* < лат. *filum, fila – нить, волокно*, греч. *podos – нога* и *eidos – сходство, вид*. 1. Тонкие жёсткие выросты (толщиной около 0,1 мкм и длиной 5–10 мкм), образующиеся на лидирующем крае ламеллоподии у движущейся клетки (например, фибробласта). Могут возникать и на других участках клеток (см. **Ламеллоподия**). 2. Тонкие, пальцевидные (нитевидные) *псевдоподии*, образуемые “пульсирующими клетками” вторичной мезенхимы, которые сконцентрированы на переднем

конце первичной кишки. Часто отходят прямо от пульсирующих лопастей. Иначе, локомоторные выросты клеток, простирающиеся непосредственно в среду. 3. Филоподией также называется конус роста развивающегося аксона нервной клетки. Синоним – *микрошпы*.

**Филум.** От лат. *filum (fila)* – *нить*. 1. Нитевидная анатомическая структура. 2. Нитевидные клетки.

**Филы.** От греч. *phyle* – *племя*. Царства живой природы – царства растений и животных.

**Филярии.** От лат. *filum (fila)* – *нить*. Общее название нематод – круглых, длинных и тонких паразитических червей (тканевых нематод) семейства *Onchocercidae*. Их также называют нематодами-нитчатками, личинки которых, попадая в организм человека и животных, вызывают ряд тяжёлых заболеваний, например, связанных с воспалением и закупоркой лимфатических протоков. У человека известна тяжелейшая патология, носящая зооморфное название *слоновость* (элефантиаз) (см. **Элефантиаз**). Обструкция лимфатических сосудов может вызывать также *пахидермию* (название патологически толстой кожи). Другое, хорошо известное заболевание человека, вызываемое филяриями\*, называется онхоцеркоз или “речная слепота” (см. **Онхоцеркоз**).

\*Точнее, их личинками *микрофиляриями*.

**Филяриоз.** От лат. *filum (fila)* – *нить* и *-osis* – *состояние*. Заболевания, вызываемые тканевыми нематодами – паразитами рода *филярий* (нитчатки) сем. *Onchocercidae* (надсемейства *Filarioidea*). Зародыши и микрофилярии паразитов периодически циркулируют в кровотоке, тогда как взрослые особи обитают и размножаются в лимфатической системе у человека, вызывая воспаление и закупорку лимфатических протоков, вплоть до крайнего проявления болезни – *слоновости* или *элефантиаза* (см. **Элефантиаз**). Синоним – *онхоцеркоз*.

**Фима.** От лат. *phyma* – *гнойный нарыв*.

**Фимбрии.** От лат. *fimbria* – *бахрома, бахромка*. 1. Анатомические структуры, напоминающие по виду бахрому (например, выросты по краям воронки маточной трубы). 2. Тонкие, упругие, нитевидные (волосовидных), липкие на концах белковые выросты у некоторых бактерий, расположенные на полюсах, латерально или по всей клеточной поверхности. Например, фимбрии у *Pseudomonas aeruginosa*, напоминают жгутик, или копуляционные пили (*pilus*), но отличаются от жгутиков строением и химическим составом; встречаются также у безжгутиковых форм. Фимбрии обеспечивают адгезию бактерий к различным твёрдым субстратам. Бактерии также используют фимбрии для оригинального способа передвижения в жидкости, покрывающей твёрдую поверхность. Сначала бактерия прикрепляется несколькими фимбриями к поверхности, а затем одну из них отщепляет, и в результате, делает рывок. Другими словами, фимбрии – это специфические факторы прикрепления, такие как, например, специализированные пили типа IV\*, которые предназначены для закрепления бактериальной клетки на эукариотической клетке хозяина

и обеспечения первой стадии бактериальной инфекции. Адгезивные фимбрии имеют различную специфичность (фимбрии Р-типа, S-типа, I-типа у *E. coli*) и на концах несут молекулы адгезинов (минорных пептидов). Выделяют также особый вид фимбрий – копулятивные, или секс-пили. Для прикрепления бактерии используют также иной механизм – нефимбриальные *адгезины*, для которых известны всего лишь несколькими типами основных структур. У различных неродственных бактерий фимбрии также имеют значительное структурное сходство\*\* (см. **Острова патогенности**). Синоним – *пили*.

\*Пили типа IV используются грамотрицательными патогенными бактериями растений и животных также для доставки в клетки хозяина токсинов.

\*\*Эти факты говорят о том, что существует горизонтальный перенос генов вирулентности.

**Фимбрин.** От лат. *fimbria* – *бахрома* и греч. *protein* – *белок*. Активизирующий белок гиалоплазмы с М.м. 68 kDa, формирующий поперечные сшивки в актиновых филаментах и участвующий в гелево-зольных переходах, меняющих состояние цитоплазмы в различных участках клетки. Присутствует в адгезивных контактах, микроворсинках и стереоцилиях. Стабилизирует гелевую гиалоплазму или, напротив, при взаимодействии с белками *гельзолинами*, приводит к фрагментации актиновых фибрилл и переходу гиалоплазмы в золь (см. **Филамин**).

**Фимоз.** От греч. *phimosi* – *сжатие, стягивание*. Патологическое сужение крайней плоти, не позволяющее обнажить головку полового члена (см. **Циркумцизия**). У мальчиков может приводить к *баланопоститу\** – воспалению крайней плоти.

\*От англ. *balanus* – *головка полового члена* < (лат. *balanus* – *жёлудь*), **posterior** – *задний* и “ит” – *воспаление*.

**Фингерлинг.** От англ. *fingerling* < *finger* – *палец* и *ling* – *морская щука*. Термин из ихтиологии, обозначающий определённую стадию в развитии рыб.

**Фингерпринт.** От англ. *finger-print* – в буквальном смысле, *отпечатки пальцев*. 1. Метод анализа, позволяющий улавливать тонкие различия сходных веществ. 2. Обзорная хроматограмма. 3. Пептидная карта. 4. Папиллярный рисунок подушечек пальцев. Уникальность его у каждого человека позволяет идентифицировать личность (см. **Фингерпринтинг (ДНК-фингерпринтинг)**).

**Фингерпринтинг (ДНК-фингерпринтинг).** От англ. *finger* – *палец* (руки) и *printing* – *печатание*. Буквально, генетический “отпечаток пальца”. Метод, позволяющий выявлять различия в геномной ДНК. Основывается на выявлении распределения длин фрагментов – продуктов расщепления ДНК эндонуклеазой-рестриктазой или длин продуктов ПЦР. Точные размеры коротких повторяющихся последовательностей (микросателлитов), присутствующих в различных геномах, являются их индивидуальными характеристиками. Наличие у двух индивидуумов

идентичных паттернов последовательностей говорит об их генетическом родстве (напротив, если идентичность не наблюдается, то это говорит об отсутствии родства). Синоним – *фингерпринт*.

**Финна.** От нем. Finne – *личинка ленточных червей*. Пузырчатая (личиночная) стадия развития многих ленточных червей (например, эхинококка). Различают четыре типа финны: *цистицерк*, *ценур*, *цистицеркоид* и *эхинококк*.

**Фирмикуты.** От англ. firm – *твёрдый, устойчивый, стойкий* и cut – *резать, срезать*. Буквально, “*разрезающие твёрдое*”. Полезные микроорганизмы, заселяющие кишечник человека. Установлено что у полных людей преобладают фирмикуты, которые позволяют эффективнее перерабатывать неусвоенные питательные вещества, обычно выводящиеся в виде шлаков.

**Фисетин.** Фармакологический препарат – модулятор активности генов долголетия системы *Sirtuin* (см. **Резвератрол**). Показано, что *фисетин* предотвращает гибель нервных клеток у круглых червей и мышей.

**Фиссура.** От лат. fissura – *щель, расщелина*. 1. В нейроанатомии – относительно глубока борозда на поверхности головного или спинного мозга. 2. В стоматологии – углубления в эмалевом слое жевательной поверхности зубов, располагающиеся между возвышениями (буграми).

**Фистула.** От лат. fistula – *дудка*. Искусственно наложенное или патологически возникшее сообщение полого органа с поверхностью тела (свищ). Методика наложение фистулы выводных протоков, применённая И. П. Павловым, позволила исследовать процессы слюноотделения, а методика наложения оперативным путём металлических фистульных трубок – механизмы желудочной секреции и пищеварения.

**Фитин.** От греч. phyton – *растение*. Гексафосфаты алейроновых зёрен. Кальций-магниевая соль инозитфосфорной кислоты\* – минеральный компонент алейроновых зёрен – наименее растворимый компонент вакуолярного сока в растительных клетках. Осаждается первым в виде так называемого *глобоида* при образовании в семенах алейроновых вакуолей. Широко распространён в растениях; фитина много содержится в кашах, хлопковом жмыхе и отрубях.

\*Используется в клинике как антисвинцовое противоядие. Получают из обезжиренных конопляных и хлопковых жмыхов.

**Фитнесс.** От англ. fitness – *пригодность, приспособленность, соответствие*. Физическое благополучие, тренированность. Приспособленность организма к внешним условиям среды.

**Фитоагрессины.** От греч. phyton – *растение* и лат. aggressus (aggressio) – *нападаю*. Микробные продукты, активные против растений. Известно более 150 таких веществ, многие из которых обладают также и антибиотической активностью в отношении других микроорганизмов.

Часто фитоагрессины называют также фитотоксинами (см. **Фитотоксины**).

**Фитоаллексины.** От греч. *phyton* – *растение* и *alexo* – *отражаю*. Белки растений, защищающие их от *фитотоксинов* (см. **Фитотоксины**).

**Фитобиом.** От греч. *phyton* – *растение*, *bios* – *жизнь* и *om* – *совокупность*. Совокупность факторов окружающей среды, включающих почву, микробное сообщество (бактерии и грибы), насекомых, климатические особенности и состояние самих растений, которые взаимосвязано влияют на урожайность.

**Фитогемагглютинин (ФГА).** От греч. *phyton* – *растение*, *haima* – *кровь* и лат. *agglutinare* – *склеивать*. Растительный белок (фитомитоген – лектин), получаемый из фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris*) и стимулирующий в культуре, как неспецифический антиген, пролиферацию (*бласттрансформацию*) лимфоцитов, полученных из периферической крови. На Т-лимфоциты ФГА действует сильнее, чем на В-лимфоциты. Синоним – *фитолектин*.

**Фитоид.** От греч. *phyton* – *растение* и *eidos* – *вид, сходство*. Термин для обозначения животных, напоминающих по некоторым характеристикам растения.

**Фитол.** От греч. *phyton* – *растение* и суффикса “ол”, указывающего на то, что это спирт. Спирт, молекула которого состоит из 20-ти углеродных атомов. Длинный “хвост” молекулы хлорофилла, представлен фитолом.

**Фитолиты.** От греч. *phyton* – *растение* и *lithos* – *камень*. 1. Растительные окаменелости, ископаемые растения (“окремниевшие” остатки растений). 2. Микроскопические окаменелости пыльцы растений.

**Фитом (Phytome).** От греч. *phyton* – *растение* и окончания “ом”, обозначающего *совокупность*. Совокупность растений, растительность.

**Фитомитоген.** От греч. *phyton* – *растение*, *mitos* – *нити (митоз)* и *genan* – *порождать*. Любой растительный лектин, вызывающий бласттрансформацию лимфоцитов. Синоним – *митогенный лектин*.

**Фитон.** От греч. *phyton* – *растение*. Структурная единица растений (*фитомер*).

**Фитонутриенты.** От греч. *phyton* – *растение* и лат. *nutrio* (*nutritum*) – *кормить, питать*. Группа веществ растительного происхождения, включающая в себя разнообразные по природе химические соединения, которые относятся к антифидантам и веществам, защищающим растения от различных вредных воздействий (УФ-света, свободных радикалов и т. п.) (см. **Антифиданты**). К фитонутриентам относятся, например, различные полифенолы-биофлавоноиды, обладающие антиоксидантной активностью. В экспериментах на мышах показано, что фитонутриенты-полифенолы стимулируют рост клеток головного мозга (нейрогенез), повышая в гиппокампе уровень нейротрофических факторов и инсулиноподобных факторов роста (см. **Гормезис, Куркумин, Резвератрол, Сульфорафан, Флавоноиды**).

**Фитонциды\***. От греч. *phyton* – *растение* и лат. *caedere* – *убивать*. Биологически активные летучие вещества, выделяемые некоторыми высшими растениями: чесноком, луком, хреном, горчицей, черемухой и т. д., которые способны подавлять рост микроорганизмов (в том числе патогенных). Так из чеснока выделен антибиотик, названный *аллицином*.

\*Приоритет в открытии фитонцидов принадлежит советскому учёному Б. П. Токину.

**Фитопатогены**. От греч. *phyton* – *растение*, *pathos* – *страдание* и *genan* – *порождать*. Бактерии, поражающие различные части растений. Например, бактерия *Erwinia carotovora* поражает сосуды и вызывает корневую гниль сахарной свёклы (см. **Фитотоксины**).

**Фитопланктон**. От греч. *phyton* – *растение* и *plankton* – *блуждающий*. Сообщество организмов, взвешенных в толще океанической (морской) воды и состоящее из микроскопических водорослей. Фитопланктон пассивно перемещается с течениями воды. В морских экосистемах фитопланктон находится в основании пищевой пирамиды; им питается зоопланктон, который, в свою очередь, идёт в пищу более крупным животным. Считается, что фитопланктон образует не менее 50 % выделяющегося всеми фотоавтотрофами совокупного кислорода. Современный фитопланктон представлен тремя группами водорослей: *кокколитофоры\** (наиболее древние формы), *динофлагелляты* (пиропитовые водоросли) и *диатомеи* (диатомовые водоросли – самая многочисленная и наиболее богатая по видовому и морфологическому разнообразию группа фотосинтетиков). Эти типы водорослей условно называют *бурыми водорослями\*\**. Специалисты считают, что почти 90 % видов современного фитопланктона ещё не идентифицированы (см. **Пикопланктон, Пикобилифиты**).

\*Имеют известковые раковины – *кокколиты* (от греч. *kokkon* – *зерно* и *lithos* – *камень*), построенные из карбоната кальция.

\*\*В русскоязычной таксономии динофлагеллят обычно исключают из состава отдела бурых водорослей. В англоязычной литературе термином “brown algae” – *бурые водоросли* называют крупные водоросли, не относящиеся к фитопланктону.

**Фитостерины**. От греч. *phyton* – *растение* и *стерины*. Стерины растительных клеток (замещают холестерин). Входят в состав клеточных мембран. Ни один из фитостеролов, кроме активированного эргостерола\*, не всасывается в кишечнике.

\*Провитамин D.

**Фитотоксины**. От греч. *phyton* – *растение* и *toxikon* – *яд*. Микробные продукты, ядовитые для растений (см. **Фитоагрессины**).

**Фитотрон**. От греч. *phyton* – *растение* и *thronos* – *место пребывания, средоточие*. Лаборатория для выращивания растений с искусственным освещением и климатом. Другими словами, помещение для выращивания растений в контролируемых (по освещённости, теплу, влажности и др. факторам) условиях.

**Фитофаги.** От греч. *phytophagous* – *травоядный*. Общее название любых растительноядных организмов. Фитофаги “контролируют” растения, способствуя их эволюции. Синоним – *фитофильные* организмы. Возможно, что деревья – это результат попытки убежать вверх от наземных растительноядных животных.

**Фитоферритин.** От греч. *phyton* – *растение* и лат. *ferrum* – *железо* и *protein* – *белок*. Железосодержащий белок – аналог ферритина из растительных клеток, например, зародыша гороха.

**Фитофтора.** От греч. *phyton* – *растение* и *phthora* (φθορα), *phthoros* – *порча, повреждение, гибель, уничтожение*. Паразитические грибы из отдела *оомицетов\**, поражающие растения. Наиболее хорошо известна фитофтора – возбудитель кольцевой гнили картофеля.

\*Низшие грибы, имеющие хорошо развитый мицелий, состоящий из нечленистых многоядерных гиф, в стенках которых отсутствует хитин.

**Фитоэдафон.** От греч. *phyton* – *растение* и *эдафон* – совокупность организмов, обитающих в почве. Почвенная микрофлора.

**Фитоэкдизоны.** От греч. *phyton* – *растение* и *ekdisis* – *линька*. Гормоноподобные (экдизоноподобные) стероидные соединения (растительные стероиды), обнаруженные у некоторых растений и способные вызывать линьку и метаморфоз у насекомых. Используют в генетических исследованиях для стимуляции активности генов (см. **Экдизоны**).

**Фитоэстрогены.** От греч. *phyton* – *растение* и *эстрогены*. Эстрогены растительного происхождения. Могут изменять гормональный статус у человека и животных\*. Участвуют в процессах восстановления костной ткани. Значительные количества фитоэстрогенов содержится в борщевике, а также в некоторых пищевых продуктах, например, в пиве\*\*, в сое и ряде других растений.

\*Изменение гормонального статуса характерно, прежде всего, для постоянных вегетарианцев. Так “соевые” индусы-мужчины имеют внешний облик, напоминающий женский – широкие бёдра, ожирение по женскому типу, отсутствие волос на теле и обильный их рост на голове. При этом снижается и репродуктивная активность.

\*\*Попадают из хмеля, используемого для приготовления пива.

**Флавивирусы.** От лат. *flavus* – *беловатый, рыжеватый* и *virus*. Род РНК-содержащих вирусов семейства *тогавирусов*. К флавивирусам относятся опасные вирусы, такие как вирус жёлтой лихорадки, вирус Денге, вирус лихорадки Западного Нила, вирус Росио, вирус японского осеннего энцефалита (эндемический энцефалит), вирус энцефалита Сан-Луи, вирус энцефалита долины Мюррей, вирус Зика (заболевание похоже на лихорадку Денге), *вирус клещевого энцефалита*. Синоним – *арбовирусы* группы В (см. **Арбовирусы, Тогавирусы**).

**Флавины.** От лат. *flavus* – *белокурый, беловатый, рыжеватый* (англ. *yellow*). Пигменты жёлто-оранжевого цвета, являющиеся простетическими группами (компонентами) флавопротеинов

(см. **Флавопротеины**). К флавионам, например, относится *рибофлавин* (витамин В<sub>2</sub>). Синонимы – *флавиновые пигменты, флавонолы, флавоны*.

**Флавоноиды\***. От лат. flavus – *беловатый, рыжеватый* и греч. eidos – *сходство*. Фенольные соединения, производные флавана, молекула которого содержит два бензольных ядра и одно гетероциклическое кислородсодержащее пирановое. Флавоноиды в виде гликозидов или соединений с органическими кислотами содержатся в высших растениях (особенно много флавоноидов в интенсивно окрашенных фруктах и ягодах, например, в чернике). К флавоноидам относится *кверцетин, индолы, рутин, катехины*. Многие из флавоноидов представляют собой растительные пигменты, к которым относятся *антоцианы, ауроны, лейкоантоцианы* и *флавоны* (флаван, флакон, флаванол, флаванон). К флавоноидам примыкают *халконы* и *дигидрохалконы\*\** – производные дифенилпропана. Флавоноиды обладают способностью связывать свободные радикалы, т. е. являются пищевыми *антиоксидантами*. Поэтому их относят к широкой группе соединений, которые из-за своей полезности для здоровья человека называются *фитонутриентами* (см. **Фитонутриенты**). К тому же многие из флавоноидов (особенно катехины) обладают Р-витаминным действием на организм человека – нормализуют проницаемость капилляров и увеличивают механическую упругость кровеносных сосудов. Синоним – *биофлавоноиды*.

\*Открыты Альбертом Сент-Георги.

\*\*С клинической точки зрения интересен дигидрохалконовый гликозид *флоридзин*, который у человека вызывает так называемый “флоридзиновый диабет”, поскольку способствует интенсивному выведению из организма глюкозы с мочой.

**Флавонолы**. От лат. flavus – *белокурый, рыжеватый*. Чрезвычайно распространённые пигментные вещества жёлто-оранжевого цвета, присутствующие у высших растений в виде разнообразных гликозидов, в состав которых входят агликоны *кемпферол, кверцетин\**, *мирицитин* и сахарные остатки арабинозы, глюкозы, галактозы, ксилозы, рамнозы, рутинозы. Синонимы – *флавоны, флавины*.

\*Например, в листьях яблони присутствуют следующие 3-гликозиды кверцетина: *авикулярин, гиперин, кверцитрин, рейноитрин, рутин*. Кверцитрин и кверцетин содержатся также в красном вине (винограде), коре многих видов дуба, листьях чая, табака и хмеля (см. **Кверцетины**).

**Флавоны**. От лат. flavus – *белокурый, беловатый, рыжеватый*. Пигменты жёлто-оранжевого цвета, распространённые у растений в виде гликозидов различных агликонов, таких как *апигенин* (петрушка, цветки хризантемы, кислый апельсин), *лютеолин* (люцерна), *трицин* (пшеница, рис).

**Флавопротеины**. От лат. flavus – *белокурый, рыжеватый* и греч. protein – *белок*. Ферменты дыхательной цепи, простетическая группа которых представлена *флавином* (флавинадениндинуклеотидом – FAD)

или, реже, (флавиномононуклеотидом – FMN) (см. **Флавины**). Синонимы – *флавоферменты, флавоэнзимы*.

**Флавус.** От лат. flavus – *белокурый, рыжеватый*. Дерматомироз волосистой части головы (реже свободной кожи и ногтей), встречающийся преимущественно у детей. Характеризуется образованием *скутул* и очагов облысения (см. **Скутулы**). Синоним – *парша*.

**Флагеллаты.** От лат. flagellum – *бич, кнут, плеть* (flagellatus – *снабжённый бичом*). Жгутиковые (биченосцы) – класс простейших животных (*Mastigofora*)\*, характеризующихся наличием органов локомоции – жгутиков.

\*От лат. mastigophorus – *биченосец*.

**Флагеллин.** От лат. flagellum – *бич* и греч. protein – *белок*. Глобулярный (субъединичный) белок, из которого построена жгутиковая нить у бактерий. В зависимости от вида бактерий М.м. белка различается (40–60 kDa). Субъединицы флагеллина полимеризуются\* в спирально-закрученную нитчатую трубчатую структуру диаметром 12–25 нм. Так называемый “крючок” (“крюк”) жгутика (проксимальная структура жгутика) образован другим белком. С крючком ассоциированы несколько белков НАР (аббревиатура англ. *hook associated protein*) – НАР1, 2, 3, функции которых до конца ещё не выяснены.

\*Интересно, что жгутики нарастают по длине с дистального конца. Предположительно транспорт флагеллинов осуществляется через канал жгутика.

**Флагеллулы.** От лат. flagellum – *плеть, бич, кнут (жгутик)*. Зооспоры, снабжённые жгутиком или жгутиками (флагеллиоспоры).

**Флагеллум.** От лат. flagellum – *плеть, бич, кнут*. 1. Орган движения у бактерий, простейших (класса жгутиковых – *Mastigofora*), зооспор и сперматозоидов. Состоит (исключая бактерии) из 9 пар периферических и двух центральных микротрубочек, связанных с базальными тельцами. 2. Копулятивная трубочка у ресничных червей (планарий).

**Флагеллы.** От лат. flagellum – *бич*. Органы локомоции бактерий – *бактериальные жгутики*. Флагеллами обладают также простейшие класса *флагеллатов* (от лат. flagellatus – *снабжённый бичом*) (см. **Флагеллаты**).

**Флагеллянт.** От лат. flagellum\* – *бич, кнут, плеть*. 1. Организм, имеющий подвижные жгутики (жгутиконосец). 2. Растение, имеющее стелющиеся побеги.

\*А также: 1. Виноградный усик (ус), верхний побег, стелющийся побег. 2. Щупальца полипа.

**Флаксом.** От англ. flaccid – *слабый, вялый, пассивный* < лат. flассео – *ослабевать* и от – *совокупность*. Совокупность всех метаболических реакций организма (клетки), скорость которых изменяется в различных условиях. Флаксом составляет определённую часть метаболома (см. **Метаболом**).

**Фламбирование.** От англ. flambeau – *факел* < flame (лат. flamma) – *пламя, огонь*. Метод стерилизации пламенем, например, инструментов,

посуды. Используется в бактериологической практике, а также при культивировании клеток. Синоним – англ. *flaming*.

**Фланкирующий.** От нем. Flanke – *бок*. Расположенный по краям, по соседству (по бокам), на фланге резидентной последовательности, например, фланкирующие последовательности гена.

**Флашинг.** От англ. flashing – *сверкание*. Приливы крови к лицу, например, при начальном климаксе.

**Флебит.** От греч. phlebos (phleps) – *вена* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление вен (см. **Тромбофлебит**).

**Флеботомия.** От греч. phlebos (phleps) – *вена* и tome – *разрез, рассечение*. Лечебное мероприятие, заключающееся в кровопускании (200–500 мл крови) с помощью прокола или разреза вены. Применяется при резких повышениях кровяного давления, сердечно-сосудистой недостаточности, отравлениях экзотоксинами (ядами) или при эндоинтоксикации (уремия), а также при пневмонии и др. заболеваниях (см. **Гемохроматоз**).

**Флегма.** От греч. phlegma – *слизь, вязкая жидкость, мокрота*. По представлениям средневековых врачей и философов *флегма* – телесная жидкость, определяющая вялый характер и плохое здоровье человека.

**Флегмона.** От греч. phlegmone – *воспаление* < phlego – *гореть*. Генерализованное (разлитое) гнойное воспаление подкожной жировой клетчатки, вызываемое анаэробными бактериями. При лечении флегмону хирургически рассекают для увеличения доступа к воспалённой ткани кислорода.

**Флексирубин.** От лат. flexio – *сгибание, изгиб, поворот* и нем. Rubin < лат. ruber – *красный*. Пигмент мембран аноксигенных фототрофных бактерий, относящийся к группе полиеновых соединений, молекула которого делает изгиб (поворот) на 180°.

**Флексия.** От лат. flexio – *сгибание, изгиб, поворот* (flexus – *изогнутый*). Сгибание конечности, приведение во внутрь (см. **Флексоры, Экстензия**).

**Флексоры.** От лат. flectere – *сгибать*. Любые мышцы сгибатели.

**Фликтены.** От англ. phlyctena < греч. phlyktaina – *прыщ*. Поверхностные прыщи (пустулы), элементы сыпи, наполненные серозным экссудатом, возникающие на коже при стрептодермии, а также инфильтратные узелки (*фликтенулы*, заполненные лимфоидными клетками) в конъюнктиве и на роговице глазного яблока при фликтеновом кератоконъюнктивите.

**Флиппазы.** От англ. flip-flop\* – *качели, перевёртыши* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Каталитические белки, обеспечивающие перенос “переворачиванием” фосфолипидов, главным образом, аминокислотных фосфолипидов (фосфатидилэтаноламина и фосфатидилсерина) из внеклеточного монослоя в цитозольный (внутриклеточный) монослой. В ЭПР они переносят вновь синтезированные фосфолипиды из цитозольного монослоя в монослой,

расположенный на люминальной поверхности. Флиппазы относятся к АТФазам Р-типа, которые гидролизуют АТФ с освобождением монофосфата (P).

\*От англ. flipping – *переброс, перескок* < flip – *щелчок, лёгкий удар*.

**Флиппинг.** От англ. flipping – *переброс, перескок*. Для мембранных липидов характерна неспособность самостоятельно (спонтанно) переходить из одного слоя в другой, поскольку их полярные головки не могут проходить через гидрофобную внутреннюю среду мембранного бислоя. Переход (флиппинг) осуществляется только с помощью специальных мембранных ферментов-переносчиков – *флиппаз, флоппаз* и *скрамблаз*. Через эти переносчики осуществляется регулировка перемещения отдельных фосфолипидов в липидном бислое, поддерживающая асимметричность биологических мембран. Синоним – *флип-флоппинг (перевёртыши)*.

**Флип-флоп.** От англ. flip-flop – *качели, перевёртыши*. Процесс перемещения веществ, например, липидов, с одной стороны двойного мембранного слоя на другую. В биологических мембранах скорость флип-флопа сильно варьирует (от нескольких дней до нескольких минут), например, в мембранах эритроцитов полупериод перемещения фосфатидилхолина через двойной слой составляет 8 ч.

**Флогогенные агенты.** От греч. phlogogenes – *вызывающий воспаление*. Факторы, способствующие воспалению.

**Флокуляции ген.** От лат. flossus – *клок, клочок*. Ген, регулирующий агрегацию дрожжевых клеток.

**Флокуляция.** От англ. flocculation – *образование комочков* < лат. flossulus < flossus – *пушинка, маленький клочок* и -ia – *условия*. Процесс образования в жидкостях взвесей в виде хлопьев. Выпадение в осадок в виде хлопьев (хлопьевидная форма осадка). Например, *флокулирующие* (хлопьевидные) дрожжи.

**Флоппазы.** От англ. flip-flop – *качели, перевёртыши* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Неспецифические ферменты-переносчики, перемещающие глицерофосфолипиды с цитозольной поверхности плазматической мембраны во внешний (внеклеточный) слой мембраны. Подобно флиппазам относятся к АТФ-зависимым ферментам. Являются членами семейства ABC-транспортёров, переносящих различные гидрофобные субстраты через плазматическую мембрану наружу клетки.

**Флора.** От лат. Flora\*. Совокупность всех видов растений в какой-либо местности, или в каком-либо геологическом периоде.

\*Римская богиня цветения колосьев, садов и весны. В праздник Флоралий на алтарь богини Флоры приносили цветущие колосья.

**Флориген\*.** От лат. floreo – *цвести* и греч. genan – *порождать*. Первоначально под *флоригеном* понимали некий *универсальный сигнал*, который индуцирует цветение и который может передаваться с помощью прививки растений, с индуцированным цветением, растениям,

произрастающим в неиндукционных условиях. Последние исследования показывают, что основным компонентом флоригена у *Arabidopsis thaliana* является белок цветения *FT*\*\*\*, который локализуется, главным образом, во флоэме листьев и транспортируется в клетки верхушечной меристемы\*\*\*. Активность этого белка находится под контролем гена *Constans*, белок которого *CO* активирует белок *FT*. Не позволяет активироваться этому белку репрессор цветения *FLC* (“*Flowering locus C*”)

\*Термин был предложен в 1936 г. русским физиологом растений М. Чайлахяном.

\*\*От англ. *flowering locus T*, где *flowering* – *цветение* и “*T*” от лат. *trans-fero* – *переносить*. Следует отметить, что флоригенной активностью обладают некоторые гормоны, например, *гиббериллины*, а также сахароза, циркулирующие по флоэме.

\*\*\*С помощью иммунологических методов визуализировано движение белка *FT* от клеток флоэмы к клеткам верхушечной меристемы.

**Флориком.** От лат. *floris* – *цветок* и *om* – *совокупность*. Сложная трёхосная, похожая на цветок, скелетная игла стеклянных губок (см. **Спикулы**).

**Флоэма.** От греч. *phloios* – *лыко, кора*. Лубяная ткань (луб). Сложная ткань растения, образованная клетками нескольких типов, основными из которых являются *ситовидные элементы* (ситовидные или *решётчатые* трубки\*, ситовидные клетки). В древесных растениях флоэма прилегает к коре и осуществляет перенос органических веществ к различным частям растения, в том числе и к корню. Развивается, как и ксилема, из апикальной меристемы, проходя стадии *протофлоэмы* и *метафлоэмы*. Главная функция флоэмы заключается в транспорте веществ, например, сахарозы и гиббереллинов, из одной клетки в другую в разных органах растения (например, от клеток флоэмы к клеткам верхушечной меристемы).

\*Ядра в зрелых клетках отсутствуют, однако рядом с ними располагаются клетки-спутницы, возникающие вместе с ситовидной трубкой из общей клетки-предшественницы (материнской клетки).

**Флуоресцентные белки.** От названия минерала *флюорита*, у которого впервые было обнаружено свойство флуоресценции (от лат. *fluere* – *течь, литься* и *essentia* – *слабое действие*). Незаменимый инструмент современных биологических исследований, позволяющие метить и визуально отслеживать отдельные белки в клетке, а также наблюдать работу генов (см. **Имаджинг**). Первым открытым флуоресцентным белком был так называемый *зелёный флуоресцентный* (флуоресцирующий) белок (GFP)\* медузы *Aequorea victoria*. Первоначально все природные флуоресцирующие белки были обнаружены только у бактерий и беспозвоночных животных (кораллов и медуз). Молекулы этих флуоресцентных белков уже модифицированы с помощью методов белковой инженерии таким образом, что они могут светиться разными оттенками и с различной интенсивностью (дают различные

спектры флуоресценции). Недавно был открыт первый для позвоночных организмов флуоресцентный белок, совсем не похожий на уже известные флуоресцирующие белки. Японские химики из Университета Кагосимы, изучавшие питательные свойства японского пресноводного угря (*Anguilla Japonica*), случайно обнаружили свечение его мышечной ткани. Позднее молекулярный биолог Ацуши Мияваки (Atsushi Miyawaki) с коллегами из Института исследований мозга в Вако выделили фрагменты самого белка и идентифицировали его ген, получивший название UnaG\*\*. Этот белок светится зелёным светом в возбуждающем синем свете, и у него нет собственного хромофора – специального участка последовательности, характерного для таких белков. UnaG флуоресцирует только тогда, когда связывается с билирубином. Кроме того, он светится тем ярче, чем ниже уровень кислорода в мышечной ткани (в продуцирующих его клетках). Этот белок, как считают исследователи, можно использовать для визуализации анаэробных участков в опухолевой ткани.

\*От англ. Green Fluorescent Protein – *зелёный флуоресцирующий белок*. За открытие и исследование GFP японскому биохимику Осаму Симомуре и американским учёным Роджеру Циену и Маритину Чалфи в 2008 г. была присуждена Нобелевская премия по химии.

\*\*От японского слова unagi – *угорь*. Соответственно и сам белок получил название UnaG.

**Флуорохромы.** От названия минерала *флуорита* (лат. fluere – *течь, литься*), у которого впервые было обнаружено слабое свечение и греч. chroma – *цвет*. Соединения, способные к цветовой флуоресценции (флуоресцентные красители). Наиболее часто используются следующие флуорохромы: алофикоцианин (АРС), перидинин-хлорофилл протеин (Per-CP), фикоэритрин (PE), флуоросцеин изотиоцианат (FITS).

**Флюороз.** От лат. fluoium – *фтор* и греч. -osis – *состояние*. Изменение структуры эмали зубов при избыточном поступлении в организм фтора. Внешне *флюороз* проявляется неравномерной окраской эмали зубов – некоторые участки выглядят белее, чем другие. Избыток фтора приводит к снижению прочности, из-за нарушения структуры гидроксиапатита зубов, и любых других костей. Риск развития *флюороза* зависит от характера питания и наследственности, но на первом месте среди всех факторов стоит количество фтора, попавшего в организм (см. **Амелогенины**). При флюорозе возрастает устойчивость зубов к кариесу. Синонимы – “*пятнистые зубы*” и “*колорадское потемнение зубов*”.

**Фоботаксис\*.** От греч. phobos – *страх* и taxis – *расположение по порядку*. Виды таксиса у бактерий, способных к движению, не связанные с направленной реакцией, но обусловленные избеганием неблагоприятного направления движения (неблагоприятных условий или факторов). Синоним – *реакция избегания*.

\*Термин “фоботаксис”, как и термин “хемотаксис”, ввёл немецкий бактериолог и иммунолог Рихард Пффейфер (R. Pfeiffer, 1858–1945).

**Фовеа.** От лат. *fovea* – *ямка (яма), материнская утроба* (англ. a pit).

1. В анатомии, небольшое по величине округлое углубление (ямка) в задней части глаза, в месте, где зрительная ось пересекает сетчатку (в центре жёлтого пятна сетчатки глаза), насыщенное зрительными рецепторами (колбочками). Характеризуется отсутствием кровеносных сосудов. У человека в фовеа на 1 мм<sup>2</sup> приходится до 200 тысяч рецепторов, а у хищных птиц, например, у сокола сапсана рецепторов в два раза больше, отсюда резкость и острота зрения у этих птиц значительно выше, чем у человека. Фовеа – это место наибольшей остроты зрения (см. **Фовеола**). Синоним – *центральная ямка* Синонимы – *фовея, фосса* (от лат. *fossa* – *углубление, впадина, канава, канал*).

2. В ботанике, углубление в основании листа, содержащее спорангий.

**Фовеола.** Уменьшительное от лат. *fovea* – *ямка (яма)*. Небольшая ямка, ямочка (фовеативный, фовеатный – *вдавленный, ямчатый*, фовеолатный – *мелкоямчатый*, фовео-ретикулатный – *мелко-сетчатый*).

**Фодрин.** От лат. *foedero* – *заключать, устанавливать союз* (федерацию) и греч. *proteïn* – *белок*. Ассоциированный с мембраной белок цитоскелета, неэритроцитарный аналог *спектрина*, обнаруженный в большинстве тканей позвоночных и беспозвоночных животных, а также в растениях. Вместе с актином образует цитоскелетную сеть, расположенную под плазматической мембраной секреторных клеток. Участвует в везикулярном транспорте к мембране секреторных пузырьков. Для спектрина и фодрина обнаружена гомология в структуре анкирин-связывающего центра (см. **Спектрины**).

**Фокальные комплексы.** От лат. *focus* – *очаг*. Точечные (0,5–1 мкм), короткоживущие комплексы адгезии клеток с субстратом. Существуют в течение нескольких минут, а далее разбираются или превращаются в *фокальные контакты*.

**Фокальные контакты (ФК).** От лат. *focus* – *очаг*. Ограниченные очаговые контакты клеток. Овальные структуры (длинной 3–10 мкм), ассоциированные с концами стресс-фибрилл (также называются “*бляшками сцепления*”) – участки прикрепления клеток к экстраклеточному матриксу (*extracellular matrix*, ЕСМ\*), например, фибронектину с помощью белков интегринов (см. **Интегрины**). Функциональное значение ФК заключается в закреплении клеток на внеклеточных структурах и в перемещении клеток по субстрату. Известно более 50 различных белков, ассоциированных с фокальными контактами: 1. Белки интегрины – обеспечивают взаимодействие клеток с внеклеточным матриксом. 2. Белки, входящие в структуру ФК с внутренней стороны и связанные непосредственно с цитоскелетом (*α-актинин, талин, винкулин, паксиллин, тензин* и т. д.). 3. Регуляторные белки (тирозинкиназы, серин-треонинкиназы, тирозиновые фосфатазы, белки, регулирующие активность малых ГТФаз) (см. также **Фибриллярные адгезии**).

\*В русскоязычной литературе ЕСМ – это ВКМ (внеклеточный матрикс).

**Фокомелия.** От греч. fok – *тюлень*, meleia (melos) – *нога, конечность* и -ia – *условия*. Буквально, лапы тюленя. Тяжелая патология внутриутробного развития организма (уродство), генетически детерминированная или вызванная применением беременными женщинами обезболивающего, седативного (успокаивающего) и снимающего чувство разбитости по утрам препарата *талидомида-кевадона* (синонимы: *контерган, таломид*), выпускавшегося в Западной Германии в 60-е годы XX столетия. Весной 1961 г. в Западной Германии внезапно возросло число случаев рождения детей без рук и ног (“талидомидные дети”), вместо которых были маленькие отростки, напоминающие плавники тюленей. По разным оценкам в странах Европы родились не меньше двадцати тысяч искалеченных детей. Случай с талидомидом заставил многие страны резко ужесточить контроль за внедрением новых лекарственных препаратов. Талидомид как высокотератогенное вещество был полностью запрещён к применению беременными женщинами. Согласно одной из гипотез причиной уродств является правосторонняя симметрия молекул талидомида, не свойственная биологическим молекулам.

**Фолат.** От лат. folium – *лист*. Остаток фолиевой кислоты в составе сложных эфиров и солей.

**Фолаты.** От лат. folium – *лист*. Группа водорастворимых соединений, родственных фолиевой кислоте, и содержащих птеридиновое ядро, а также остатки парааминобензойной и глутаминовой кислот. В природе наиболее распространена фолиевая кислота (*птероилмоноглутаминовая кислота*) и её полиглутаматы. Фолаты легко разрушаются УФ-светом; защищает фолаты от разрушения меланин. Синонимы – *фолацин, витамин В<sub>с</sub>*.

**Фолдинг.** От англ. folding – *сворачивание* < fold – *складывать, свёртывать*. Процесс сворачивания полипептидной молекулы в белковую глобулу. Правильное сворачивание и укладка белков, особенно в условиях теплового стресса осуществляется при участии специальных белков, называемых *шаперонами*, или хит-шоковыми белками (см. **Шапероны, Хит-шоковые белки**). Различные формы (способы) укладки полипептидных цепей называются *фолдами*, например, встречаются различные *фолды* каталитических антител.

**Фолеобисты.** От лат. foleo – *болтаться* и греч. bios – *жизнь*. Термин, обозначающий комменсалов, которые в гнёздах и норах проводят всю жизнь (как бы, облигатные комменсалы).

**Фолеоксены.** От лат. foleo – *болтаться* и греч. xenos – *чужой*. Термин, обозначающий комменсалов, которые в гнёздах и норах встречаются случайно.

**Фолеофилы.** От лат. foleo – *болтаться* и греч. phileō – *люблю*. Комменсалы, встречающиеся в гнёздах и норах с большей вероятностью,

чем в окружающей среде, т. е. предпочитающие жизнь в чужих убежищах из-за повышенной температуры, влажности или наличия пищи (органических остатков, помёта).

**Фолиевая кислота.** От лат. *folium* – *лист*. Название соединению дано потому, что фолиевая кислота преимущественно содержится в листовых овощах (например, в шпинате в виде полиглутаматов), в бобах, томатах, спарже и цитрусовых, а также в печени и почках животных. В Британии и странах бывших её сателлитах, известен пищевой продукт (спред) под названием *мармит*, который делают из концентрата пивных дрожжей. Он содержит большое количество фолиевой кислоты. В организме человека фолиевая кислота синтезируется микрофлорой кишечника. Входит в состав витаминов группы В (витамин В<sub>9</sub>). Химическое название *2,4-Диоксо-6-метил-1,2,3,4-тетрагидропиримидин*. Относится к группе *птеринов* (*птероилмоноглутаминовая* кислота). В организме восстанавливается до тетрагидрофолиевой кислоты (тетрагидрофолата, который образуется из дигидрофолата), являющейся коферментом, участвующим в различных метаболических процессах – синтезе аминокислот (гистидина и метионина), пуринов и пиримидинов (тимидилата), обмене холина. Для метаболизма фолиевой кислоты чрезвычайно важен полиморфный ген *метилентетрагидрофолатредуктаза* (MTHFR), который почти у половины людей встречается в виде особого варианта (С677Т), который создаёт условия для возникновения дефицита витамина В<sub>9</sub> (при этом обычная суточная доза 400 мкг оказывается недостаточной, особенно для беременных женщин). Фолиевая кислота необходима для нормального эритропоэза (вместе с *цианокобаламином* – витамином В<sub>12</sub> участвует в процессах деления клеток); созревания *мегалобластов* и образования *нормобластов*. Поэтому используется для лечения и профилактики некоторых видов анемий (мегалобластной анемии, макроцитарной гиперхромной анемии\* и лейкопении, вызванной ионизирующим излучением и лекарственными средствами, анемий, связанных с болезнями тонкой кишки\*\*). Фолиевая кислота, поступившая в организм в избыточном количестве, выводится почками в неизменном виде.

На стадии синтеза тимидилата можно прервать синтез ДНК и, соответственно, рост быстрорастущих раковых клеток. В клинической практике для этих целей применяются ингибиторы тимидилатсинтазы (например, *фтордезоксисуридин*) или дигидрофолатредуктазы (например, антагонисты фолата). К структурным аналогам – антагонистам, или антиметаболитам фолиевой кислоты, подавляющим синтез ДНК (цитостатикам, блокирующим прохождение клетками S-фазы), относятся *аминоптерин* (4-аминофолат) и *аметоптерин* (метотрексат, или 4-амино-10-метилфолат). Эти соединения как канцеростатики используются для лечения лейкемии, а также как иммунодепрессанты в трансплантологии.

\*Недостаток фолиевой кислоты ведёт к развитию *макроцитарной анемии беременных* (плод при недостатке фолиевой кислоты быстро

истощает запасы матери, что и ведёт к анемии). Нехватка фолиевой кислоты может приводить также к дефектам развития нервной трубки плода, причём недостаток может возникнуть уже в первые 28 суток развития эмбриона, когда женщина даже и не подозревает, что она беременна. Рано возникший недостаток фолиевой кислоты приводит к размыканию нервной трубки, а в последующем и к расщеплению позвоночника (см. **Рахисшиз**). Показано, что фолиевая кислота предотвращает развитие пороков сердца, препятствует преждевременным родам и даже развитию аутизма (P. Suren et al. Association between maternal use of folic acid supplements and risk of autism spectrum disorders in children. *The Journal of the American Medical Association*, 2013, v. 309, p. 570–577).

**\*\*Всасывание фолиевой кислоты происходит преимущественно в верхнем отделе двенадцатипёрстной кишки.**

**Фоллилиберин.** От лат. folliculus – *мешочек* и liber (liberum) – *свободный*. Релизинг фактор фолликулолостимулирующего гормона.

**Фолликул Кларка.** От лат. folliculus – *мешочек*, *пузырёк* (англ. a small sac) < follis – *кожаный мешок*. Элементарная структура коркового слоя зубной железы (тимуса). Представляет собой плотное скопление тимоцитов, отграниченное эпителиальными клетками.

**Фолликулы.** От лат. folliculus – *мешочек* (англ. a small sac) < follis – *кожаный мешок*. В общем смысле, клеточные структуры сферической или округлой формы, имеющие полость. Анатомические пузырьчатые образования в некоторых органах, определяющие архитектуру их внутреннего строения, например, полые лёгочные фолликулы или наполненные полужидким коллоидным веществом железистые фолликулы щитовидной железы.

**Фолликулы вторичные.** Гистологические структуры коркового слоя лимфатических узлов, отличающиеся наличием светлой центральной части, заполненной активно пролиферирующими бластными клетками. Название “вторичные” определяется тем, что они образуются в ответ на проникновение в лимфатический узел антигенов. Синонимы – *зародышевые центры, центры размножения*.

**Фолликулы лимфоидные.** Скопления В-клеток в лимфоидных органах вокруг плотной сети фолликулярных дендритных клеток (см. **Лимфоидный**).

**Фолликулы первичные.** От лат. folliculus – *мешочек*, *пузырёк*. Естественные гистологические структуры коркового слоя лимфатических узлов, состоящие из лимфоидных клеток. Первичный фолликул представляет собой скопления покоящихся В-лимфоцитов, окружённых дендритными клетками. При антигенной стимуляции из первичных фолликулов возникают вторичные фолликулы или *центры размножения*, в которых из *центробластов* созревают плазматические клетки и В-клетки-памяти (см. **Фолликулы вторичные, Фолликулярные дендритные клетки**).

**Фолликулы яичниковые.** От лат. folliculus – *мешочек, пузырьёк*. Яичниковые пузырьки (везикулы), образованные соединительнотканной оболочкой (текой) с центральной полостью, содержащей фолликулярную жидкость, а в яйценосном бугорке – яйцеклетку, окружённую гликопротеиновой прозрачной оболочкой и лучистым венцом, состоящим из фолликулярных клеток. Зрелые фолликулы (11–17 день менструального цикла) имеют диаметр 14–34 мм (см. **Фолликулярные клетки яичников**). Синонимы – *граафовы пузырьки, везикулярные яичниковые фолликулы (vesicular ovarian follicles)*.

**Фолликулярные дендритные клетки.** От лат. folliculus – *мешочек, пузырьёк*, и греч. dendron – *дерево*. Крупные отростчатые антигенпрезентирующие клетки лимфоидных фолликулов, образующие в *центрах размножения* (вторичных фолликулах) плотную мембранную сеть, заполненную В-клетками. Дендритные клетки выставляют на своей плазматической мембране, при участии Fc-рецепторов, комплексы антиген/антитело, а их длинные ветвистые отростки позволяют им вступать в непосредственные контакты с В-лимфоцитами, обеспечивая антигензависимую дифференцировку последних. Способствуют отбору мутантных В-лимфоцитов, образующих высокоаффинные антитела (см. **Дендритные клетки, Центры размножения, Созревание аффинности**).

**Фолликулярные клетки яичников.** От лат. folliculus – *мешочек, пузырьёк*. Клетки лучистого венца, окружающие яйцеклетку, находящуюся в граафовом пузырьке (яичниковом фолликуле), и обладающие, кроме защитно-трофических функций, контрольными функциями над созревающими яйцеклетками. При обнаружении в созревающих яйцеклетках повышенную активность транспозонов индуцируют в них самоубийство через *апоптоз*, т. е. служат стражами геномного порядка. Известно, что в яичниках пятимесячного эмбриона содержится до 6–7 млн. первичных яйцеклеток, а к моменту рождения остаётся только 2 млн. В то же время в течение репродуктивной жизни женщины, вплоть до наступления менопаузы, созревает приблизительно 400 яйцеклеток (см. **Фолликулы яичниковые**).

**Фоллитропин.** От лат. folliculus – *мешочек, пузырьёк* и греч. tropos – *поворот*. Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ).

**Фораминиферы.** От лат. foramen (foraminis) – *отверстие* и fero – *носить, нести*. Одноклеточные, главным образом морские организмы подкласса корненожек (известно свыше тысячи видов\*), заключённые в скелетные раковины, несущие отверстия, и образованные из карбонатов, силикатов, хитина, или из сцементированных песчинок и минеральных частиц. Преобладают формы с микроскопическими размерами (0,1–1 мм), но встречаются также и гигантские виды до 20 см. Останки раковин фораминифер образуют так называемый глобигериновый (фораминиферовый), или океанический ил, из которого формировался мел.

\*Описано также больше 30-ти тысяч ископаемых форм.

**Форезия.** От греч. phoresis – *перенос, перевоз* и -ia – *условия*. Использование других организмов в качестве транспортного средства. Классический пример – рыбы-прилипалы, путешествующие на акулах или прикрепление яиц овода к ногам москитов, которые переносят их с одного животного на другое.

**Форетические сообщества.** От греч. phoresis – *перенос, перевоз*. Сообщества, в которых другие организмы используются в качестве транспортного средства. В таких сообществах транспортируемые особи обычно не причиняют никакого вреда животному-переносчику (например, гамазовый клещ, прикрепленный к телу жука из рода *Geotrupes*).

**Формвар.** Специальный термин для обозначения бесцветного аморфного поливинилформальдегидного полимера, хорошо растворимого в органических растворителях, таких как уксусная кислота, крезол, диоксан, нитробензол, фурфурол и дихлорэтан. Формвар обладает изоляционными свойствами. Используется в электронной микроскопии для изготовления препаратов – формваровых подложек (сеточек с формваром), на которые наносятся исследуемые полимерные молекулы или субклеточные структуры.

**Форникс.** От лат. fornix, fornicis (англ. a vault, a brothel) – *свод* (дугобразный свод, арка). Дугобразная анатомическая структура, свод полости. В урологии – почечная структура (чашечка), в которую открываются собирательные трубочки. В анатомии ЦНС – парный дугобразный белый тяж, расположенный под мозолистым телом (*corpus callosum*), соединяющий прозрачную перегородку, переднее ядро таламуса и сосцевидные тела.

**Формины.** От названия мышинового гена “limb deformity”, где лат. limbus – *кайма, оторочка*, deformatio – *искажение формы* (forma – *наружный вид, внешние очертания*) и греч. protein – *белок*. Семейство структурно близких белков\*, отвечающих за нуклеацию процесса полимеризации и облегчающих образование актиновых филаментов *de novo* (показано для клеток дрожжей)\*\* (см. **Белки нуклеации**). Отвечают за образование линейной (неразветвленной) структуры актиновых филаментов. За разветвленную (сетевую) структуру отвечают белки комплекса Arp2/3, включающего ещё 5 дополнительных белков.

\*Содержат два уникальных гомологичных домена, которые называются FH-1 и FH-2 (формин-гомологичный). Домен FH-1 связывает белок *профилин*, а FH-2 участвует в процессе нуклеации (см. также **Актин, Профилин**).

\*\*Активируются малыми G-белками из подгруппы Rho-белков (см. **Малые ГТФазы семейства Rho (малые G-белки)**).

**Фоссилизация (англ. fossilization).** От лат. fossilis (fossil) – *ископаемый*. Термин, использующийся для обозначения процесса превращения останков вымерших животных (в том числе гоминоидов и гомининов) и растений в окаменелости. Иначе, процесс окаменения. В настоящее время этим термином обозначают также процесс осаждения

в донный ил океанов и морей, поступающих туда в больших количествах различных искусственных *минералоидов*, главным образом пластиков и микропластиков (как первый этап процесса фоссилизации).

**Фосфагены.** От греч. phos – свет, phoros – несущий (фосфор) и genan – порождать. Общее название веществ, предотвращающих быстрое истощение запасов АТФ (АТР) в мышцах, которые поставляют макроэргический фосфат, необходимый для ресинтеза АТФ из АДФ (ADP). К таким веществам, например, относится *креатинфосфат* (образуется из креатина и АТФ во время расслабления мышцы, когда потребность в энергии невелика).

**Фосфатазы (протеинфосфатазы).** Ферменты, отщепляющие фосфатные группы от белков, т. е. обладающие действием противоположным действию киназ (протеинкиназ). Обладают большей специфичностью, чем киназы и относятся к наиболее высококонсервативным белкам, практически не изменяющимся в процессе эволюции. Подразделяются на два основных типа – *тирозиновые* и *серин-треониновые* фосфатазы, отщепляющие фосфатные группы от соответствующих аминокислотных остатков в фосфорилированных белках. Идентифицировано четыре типа серин-треониновых протеинфосфатаз: PP1, PP2A, PP2B, PP2C, имеющих одинаковые каталитические, но отличающиеся друг от друга регуляторные субъединицы.

**Фосфатидовые кислоты.** Важнейшие предшественники в биосинтезе фосфолипидов и жиров. Являются фосфомоноэфирами диацилглицерина. Получают из фосфоглицеридов с помощью фосфолипаз. В фосфолипидах присутствуют в виде остатка *фосфатидила* (фосфатидил-), например, фосфатидилэтаноламин или фосфатидилхолин (лецитин) (см. **Фосфолипиды**).

**Фосфен.** От греч. phos – свет и phainein – показывать (phaino – показываю). Световые вспышки (точки) в зрительном поле, возникающие при электрическом или механическом раздражении сетчатки глаза, или зрительной коры головного мозга, а также при приёме наркотиков-галлюциногенов, или при длительной сенсорной депривации. В быту хорошо известно выражение “искры из глаз посыпались”, например, от удара по голове.

**Фосфолипаза.** От греч. phos – свет (фосфор), lipos – жир и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, гидролизующий *фосфолипиды*. Синонимы – *лецитиназа, лизофосфолипаза, фосфатидаза*.

**Фосфолипиды.** Главный структурный и функциональный компонент биологических мембран. Общим отличием является наличие остатка фосфорной кислоты, образующей сложноэфирную связь с третьим гидроксильным глицином (sn-C-3)\* с образованием фосфатидовой кислоты, фосфорный остаток которой, в свою очередь, образует сложноэфирную связь с гидроксильными группами различных аминоспиртов

(этаноамином, холином или аминокислотой серином), а также полиспиртов, например, миоинозитом (см. **Фосфатидовые кислоты**). Российские учёные обнаружили, что у животных, включая человека, продолжительность жизни коррелирует с составом фосфолипидов головного мозга.

\*От англ. “stereo-specific numbering” – система стереоспецифической нумерации, принятая для указания положения заместителей, в частности, в молекуле глицерина..

**Фосфомицин.** От греч. *фосфор* и *mykes – гриб*. Антибиотик, содержащий остаток фосфорной кислоты и подавляющий, подобно *цикloserину*, синтез пептидогликанов бактериальной стенки, путём ингибирования образования UDP-мурамовой кислоты. Синоним – *фосфономицин*.

**Фотический.** От греч. *photos (phos) – свет*. Буквально, связанный со светом. Например, *фотическая зона* в водоёмах – зона обитания фототрофных организмов.

**Фотодимер тимина.** От греч. *photos (phos) – свет*, *di – два* и *meros – часть*. Соединение, образующееся из двух тиминов, стоящих рядом вдоль цепи ДНК, после того, как один из этих тиминов поглотил фотон ультрафиолетовой части спектра. Тиминовые сшивки – причина повреждения клеток ультрафиолетовым светом. Тиминовые сшивки “залечиваются” *фотореактивацией* и *эксцизионной репарацией* (см. **Фотореактивация**, **Репарация эксцизионная**). Синонимы – *тиминовая сшивка*, *тиминовый димер*.

**Фотолиаза.** От греч. *photos (phos) – свет*, *lysis – растворение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент репарации ДНК, обнаруженный у прокариот и низших эукариот\*. Активируется фотоном видимого света, в результате чего расщепляет тиминовые димеры с полным восстановлением исходной формы тиминов. Кодирован геном *phr* (см. **Фотореактивация**).

\*У млекопитающих и человека нет фотолиазы.

**Фотоллиз.** От греч. *photos (phos) – свет*, *lysis – растворение*, *разложение*. Разложение химических соединений под действием света.

**Фотопериодизм.** От греч. *photos (phos) – свет* и *periodos – обход* (период). Физиологические изменения у животных и растений, вызванные сменой освещённости (продолжительности дня и ночи).

**Фотореактивация\*.** Явление, обнаруженное у низших эукариот и прокариот (первоначально у парамеций, актиномицетов и бактериофагов), при котором освещение видимым светом приводит к восстановлению жизнеспособности после летальных доз УФ-облучения. Фотореактивация приводит к разрушению тиминовых димеров и катализируется ферментом *фотолиазой*, которая разделяет димер на мономеры и восстанавливает водородные связи в паре А-Т между комплементарными цепями (см. **Фотолиаза**).

\*Название было предложено М. Дельбрюком.

**Фоторецепторы.** От греч. *photos* (*phos*) – *свет* и *рецептор*. Светочувствительные образования, способные поглощать кванты света с помощью специальных пигментов (зрительных пигментов, или фотопигментов\*) и преобразовывать их в энергию фотобиологических процессов, например, в процессе зрения. Минимальными фоторецепторами являются светочувствительные клетки у животных различных таксономических групп, которые можно подразделить на два класса: *цилиарные* и *рабдомерические*.

\*Родопсинов (см. **Родопсины**).

**Фототаксис.** От греч. *photos* (*phos*) – *свет* и *taxis* – *расположение по порядку*. Двигательная активность свободно перемещающихся микроорганизмов-фотоавтотрофов (например, подвижных форм пурпурных бактерий), а также отдельных клеток или пластид в растительных клетках, вызванная направленным световым раздражением (односторонним светом). Фототаксис может быть положительным (движение в сторону источника света) и отрицательным (движение от источника света). Термин применим также для обозначения движения растений, вызванного светом (см. **Аэротаксис**, **Хемотаксис**). Фотоответ у бактерий может проявляться фоботаксическим поведением, т. е. реакцией избегания участков с неблагоприятным для них освещением (по интенсивности или длине волны света). Установлено, что роль фоторецепторов у фотоавтотрофных бактерий играют *бактериохлорофиллы*, а компоненты электронно-транспортной цепи – роль передатчиков сигнала. У архей *Halobacterium salinarum* фотосенсорами служат уникальные для мира прокариот ретинальсодержащие пигменты родопсины: **бактериородопсин** – светозависимая протонная помпа, генерирующая необходимую для синтеза АТФ движущую силу и **галлородопсин** – светозависимая хлоридная помпа, а также два **сенсорных родопсина** – **I** и **II** (**СРI** и **СРII**). Первичной фотохимической реакцией в молекулах родопсинов является изомеризация *транс*-ретиналя в его *13-цис*-изомер, который в свою очередь, конформационно изменяет белок опсин. Таким образом, ретиналь играет роль светозависимого переключателя двух сигнальных состояний (switch on/switch off) в молекулах сенсорных родопсинов (**СРI** – реагирует на оранжевый свет, а **СРII** – реагирует на синий свет). Аттрактантный (+) или репеллентный (–) сигнал поступает на передатчик: белок HtrI (*halobacterial transducer for sensory rhodopsin I*) (в случае СРI) или неидентифицированный компонент (в случае СРII), что приводит через интеграторы сигнала (CheA и CheY) к высвобождению внутриклеточного *фумарата* – предполагаемого регулятора переключения жгутикового мотора и, соответственно, к изменению направления движения галобактерии.

**Фототропизм.** От греч. *photos* – *свет* и *tropos* – *поворот*. Свойство растений изгибаться в сторону источника света (положительный фототропизм) или отворачиваться от него (отрицательный фототропизм). Другими словами, направленная реакция искривления, вызываемая

односторонним освещением. Искривление роста стебля обеспечивается ауксином, концентрация которого выше на затенённой стороне. Положительный фототропизм или *гелиотропизм* свойственен, например, подсолнечнику, получившему своё название именно из-за этого свойства, а отрицательный – зародышевому корню. Классическим примером влияния разницы в освещённости на рост растений служат комнатные растения и деревья в лесу, растущие на краю прогалин, и тянущиеся в сторону света.

**Фототрофы.** От греч. photos (phos) – *свет* и trophe – *питание*. Организмы, получающие энергию за счёт процессов фотосинтеза. Синоним – *автотрофы* (см. **Автотрофы**).

**Фотофоры.** От греч. photos (phos) – *свет* и phore – *переносить* (phereo, ferein – *несу, переносу*). Органы свечения у некоторых групп глубоководных организмов. Например, фотофоры имеют некоторые виды акул и планктонные эуфазиевые (отряд высших раков).

**Фрагильность.** От англ. fragile – *хрупкий, ломкий*. Ломкость, хрупкость. Например, *фрагильность* капилляров. В цитогенетике термин чаще используется для обозначения ломких хромосом (*фрагильность* хромосом) (см. **Синдром фрагильной X-хромосомы**).

**Фрагин.** От греч. frag(ma) – *преграда* и ptote(in) – *белок*. Актинсвязывающий белок, стабилизирующий концы F-актина (см. **Актин**).

**Фрагментины.** От лат. fragmentum – *обломок, кусок, остатки* и греч. proteïn – *белок*. Смесь протеолитических ферментов, выделяемых цитотоксическими Т-лимфоцитами (Т-киллерами) и разрушающих клетки-мишени, к антигенам которых они *примированы* (см. **Перфорины**). Синоним – *гранзимы*.

**Фрагменты Оказаки (ОФ).** Поскольку репликация ДНК всегда идёт в направлении 5'→3', в клетках эукариот она прерывистая и происходит по частям. Реплицированные участки ДНК, длиной 1000–2000 оснований, образующиеся в результате прерывистой репликации *отстающей цепи*\*, идущей в направлении 3'→5', получили название “фрагменты Оказаки” (по имени японского учёного Джерада Оказаки, открывшего их). Впоследствии эти фрагменты, разделённые “затравками”\*\*, после удаления последних ДНК-полимеразой I и заполнения бреши, соединяются ковалентно в непрерывную цепь лигазами (см. **Лигаза (ДНК-лигаза)**).

\*На самом деле никакого отставания нет и такое название условно.

\*\*ДНК-полимеразы могут присоединять нуклеотиды только к 3'-ОН концу нуклеотида, уже связанного со старой цепью ДНК. Поэтому для начала репликации ДНК-полимеразы всегда нуждаются в РНК-затравках (праймерах), синтезируемых специальной РНК-полимеразой или праймазой (примазой).

**Фрагмобазидия.** От греч. phragmos – *перегородка* и basidion – *небольшое основание, фундамент*. Орган полового спороношения у базидиальных грибов, состоящий из четырёх клеток, образующихся

из толстостенной покоящейся клетки (см. **Базидии**). Синоним – *телиобазидия*.

**Фрагмопласт.** От греч. phragma (phragmos) – *изгородь, перегородка, разделение* и plastos – *сформированный*. Аппарат цитокинеза у растений, первоначально представляющий собой по форме цилиндр, а затем кольцо, расширяющееся к периферии клетки, и состоящее из филаментов цитоскелета (цилиндрического пучка микротрубочек и везикул\*, образующих при слиянии новую межклеточную перегородку). Сформированный фрагмопласт – это внутриклеточная пластинка, закладка клеточной оболочки, возникающая в процессе цитокинеза.

\*По мере расширения кольца везикулы направляются по микротрубочкам к краям растущей клеточной пластинки.

**Фрагмосома.** От греч. phragmos – *перегородка* и soma – *тело*. Слой цитоплазмы, пересекающий разделяющуюся центральную вакуоль. Во фрагмосоме возникает митотическое веретено, а в последующем закладывается новая клеточная стенка.

**Фрактура.** От лат. fractura – *надлом, перелом*. В частности, перелом кости.

**Френальный.** От лат. frenum – *узды*. Относящийся к уздечке (любому анатомическому образованию, напоминающему складку).

**Фригана.** От греч. fruganos – *хвост*. Растительное сообщество из низкорослых колючих полукустарников и многолетних трав. Фригана является характерным растительным сообществом для Средиземноморья и Малой Азии.

**Фронд.** От лат. frondis (frons) – *листва, листья, зелень*.  
1. Продолговатые листовидные пластинки ряски (плавающих или погружённых в воду многолетних растений семейства рясковых (*Лемнасеае*)). Синоним – *листец*.  
2. Вайя, лист пальмы, лист папоротника.  
3. Слоёвище, таллом у низших растений.

**Фрондозные соцветия.** От лат. frondosus (frondis) – *богатый листьями, зеленью, облиственная ветвь*. Облиственные соцветия (например, у фуксии).

**Фронтальный.** От лат. frontis (frons) – *лоб*. Передний, лобный, вид спереди.

**Фронтит.** От лат. frontis (frons) – *лоб* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление слизистой оболочки лобной пазухи.

**Фруктоза.** От греч. fructus – *плод*. Кетогексоза. Один из двух продуктов гидролиза сахарозы. Важный питательный продукт при сахарном диабете, поскольку в отсутствие инсулина превращается в гликоген. К кетогексозам также относятся *галатоза* и редкий дисахарид *генциобиоза*. Синонимы – *фруктовый сахар, левулёза*. Установлено, что фруктоза подавляет действие лептина, что, в свою очередь, ведёт к переданию (см. **Лептин**).

**Фтизиатрия.** От греч. *phtisis* – *разрушение* и *iatreia* – *лечение* (*iatre* – *врач*) Раздел медицины, занимающийся изучением и лечением туберкулёза.

**Фторизмы.** От греч. *phtoros* – *гибель, разрушение*. Термин из патологии эмбриогенеза. Общее название различных вредных воздействий со стороны внешней среды, приводящих к аномалиям в развитии плода, вплоть до тяжёлых уродств.

**Фузариозы.** От лат. *fusa* (*fusus*) – *распростёртый, растянувшийся, широко лежащий* и *-osis* – *состояние*. Заболевания многих культурных растений, в частности, хлебных злаков, льна и хлопка, вызываемые *Fusarium* – паразитическими формами несовершенных грибов порядка гифомицетов (*Hyphomycetales*)\*.

\*В этом порядке много и сапрофитных форм, широко распространённых в почве.

**Фузидиевая кислота.** Антибиотик, подавляющий действие фактора элонгации G (EF-G) (см. **Факторы элонгации**).

**Фузионный белок.** От англ. *fusion* – *слияние*. Белок, необходимый для слияния мембраны транспортной везикулы и целевой мембраны. Своим гидрофобным доменом дестабилизирует гидрофобные силы в участке контакта двух мембран, удаляя молекулы воды из зоны контакта. Синоним – *белок слияния*.

**Фукоиды.** От лат. *fucus* – *род морских бурых водорослей* и греч. *eidos* – *сходство, вид*. Бурые морские водоросли. Фукоиды накапливают большие количества йода.

**Фукоксантин.** От лат. *fucus* – *лишайник* и греч. *xantos* – *жёлтый*. Коричневый пигмент бурых водорослей. Присутствует в клетках у *Laminaria saccharina* – обитательницы северных морей, а также у диатомовых водорослей и динофлагеллят. Определяет цвет хроматофоров и, соответственно, окраску таллома бурых водорослей.

**Фулиго.** От лат. *fuligo* – *сажа*\*. Слизевик многоголовый. Отличается большими поперечными размерами плазмодия (от 25 см. до 1–3 м в диаметре).

\*Для большинства видов плазмодиев характерно наличие различных пигментов (определённая окраска – это видовой признак), которые играют роль своеобразных фоторецепторов, позволяющих слизевикам различать тёмные или освещённые места (многим слизевикам присущ отрицательный фототаксис).

**Фульминантный.** От лат. *fulmineus* (*fulminum*) – *производимый молнией, молниеносный, молниеносно поражающий, губительный*. Процесс, возникающий внезапно, со значительной выраженностью или тяжестью. Например, фульминантное течение гепатита\*, фульминантные боли. Синоним – *скоротечный*.

\*Фульминантный гепатит – быстро развивающийся гепатит, “убивающий” печень и возникающий, например, вследствие отравления

грибными токсинами (в частности, ядом бледной поганки) (см. **Аманитин, Аматооксины, Циклопептиды, Фаллоидины**).

**Фумиганты.** От лат. fumigare – *окуривать, дымить* < fumus – *дым, чад*. Вещества в виде дыма, применяющиеся как пестициды или для дезинфекции и дератизации.

**Фумигация.** От лат. fumigare – *дымить*. Окуривание. Метод борьбы с вредителями растений и паразитами животных с помощью окуривания дымом (газом), или парами отравляющих веществ *фумигантов*.

**Фунгальный.** От лат. fungus – *гриб, грибовидный нарост*. Относящийся к грибам (Fungi).

**Фунигостатики.** От лат. fungus – *гриб* и греч. states – *стоящий*. Вещества природного и синтетического происхождения, подавляющие размножение грибковых микроорганизмов.

**Фунигициды.** От лат. fungus – *гриб* и caedere – *убивать*. Химические соединения, убивающие грибковые микроорганизмы (противогрибковые вещества). Применяются для борьбы с грибами-паразитами (возбудителями болезней животных и растений), а также грибами-ксилофагами, разрушающими деревянные сооружения. Синоним – англ. *antimycotic*.

**Фундальный.** От лат. fundus – *дно*. Относящийся к нижней части органа. Например, *фундальный* отдел желудка млекопитающих и человека\*. В слизистой оболочке дна желудка локализованы пищеварительные железы, состоящие из *главных, добавочных и обкладочных* клеток (см. **Главные клетки**).

\*У человека дно желудка, как это не странно, начинается в верхней левой части желудка на уровне кардии – там, где снаружи начинается его большая кривизна.

**Фундулюс.** От лат. fundulus – *слепая кишка* < fundula – *тупик*. Африканская рыбка, обитатель пересыхающих водоёмов, живёт, как правило, только один сезон дождей и, выметывая икру, погибает. Весь цикл развития *фундулюс* приурочен к смене периодов дождливого и сухого сезонов года. Интересно отметить, что рыбка, помещённая в аквариум, сохраняет свой цикл развития неизменным, что говорит о “запрограммированности” продолжительности жизни у этой рыбки.

**Фуникулус.** От лат. funiculus\* (funis) – *верёвочка*. Плодоножка (семяножка), через которую плод связан с родительским растением. Через фуникулус в плод поступают метаболиты. Место прикрепления фуникулуса к стенке завязи называется *плацентой*, а место прикрепления к семенному зачатку – *рубчиком*.

\*Вспомните, слово *фуникулёр*, обозначающее подвесную канатную дорогу.

**Функциональная группа.** От лат. functio – *исполнение*. Связанные ковалентно атомы в молекулах ферментов, которые в химических реакциях ведут себя как единое целое.

**Функциональная избыточность.** От лат. *functio* – *исполнение*. В общем смысле, дублирование (мультиплицирование) функций, а также исполнительных органов для предотвращения сбоев в функционировании любых систем. У млекопитающих за функциональную избыточность отвечают парные органы – почки, надпочечники, лёгкие, сенсорные органы. Но особенной избыточностью отличается головной мозг.

**Функциональные элементы генов.** От лат. *functio* – *исполнение*. Ген на молекулярном уровне (уровне последовательностей нуклеотидов) состоит из ряда функциональных элементов, расположенных в строго определённом порядке включая промотор и последовательность окончания транскрипции (точку финиша). Ген начинается с промоторного участка, где происходит связывание РНК-полимеразы с ДНК. За промотором следует участок старта транскрипции – лидерная последовательность (она же – *нетранслируемый спейсер*), а далее располагается кодон инициации трансляции (ATG). Далее следуют экзоны 1, 2, 3 и т. д., разделённые интронами 1, 2, 3 и т. д., а за ними трейлерная область (см. **Трейлер**). Так, например, в гене β-глобина всего три экзона, разделённые двумя интронами. В результате процессинга и сплайсинга в зрелой мРНК будут присутствовать только последовательности экзонов, 1, 2, 3. Функциональная часть гена оканчивается кодоном терминации трансляции (TAA), который входит в состав экзона 3 и транскрибируемой, но, соответственно, не транслируемой трейлерной областью (3'-НТО), включающей в себя сигнал полиаденилирования (AATAAA) и последующий “хвостовой” участок поли(А) –ААААА...А<sub>ОН</sub>–“хвост”. За участком полиаденилирования располагается последовательность терминации транскрипции.

**Функция.** От лат. *functio* – *исполнение, деятельность, направление*. Специфическая деятельность органа или организма.

**Фуникулярный.** От лат. *funiculus* – *верёвочка, бечёвка*. Относящийся к канатику. Канатик – тяж, состоящий из множества продольно ориентированных сосудов, нервных волокон, протоков, например, семенной канатик (*funiculus spermaticus*).

**Фуранокумарины (фурокумарины).** От *фуран* и *кумарин*. Фенольные соединения – производные устойчивого лактона кумарина, содержащие дополнительное гетероциклическое кислородсодержащее пирановое ядро. Примером может быть фуранокумарин *бергаптол* бергамотового масла. Фуранокумарины мощные *сенсibiliзаторы* кожи к повреждающему действию УФ-излучения. Содержатся в соке и эфирных маслах некоторых видов борщевика (например, борщевика Сосновского) и вызывают дерматиты, протекающие в виде химических ожогов. Фурокумарины грейпфрутового сока\* резко снижают детоксицирующую активность печени и при приёме лекарственных средств повышают их концентрацию в плазме крови, что может привести к отравлению. Поэтому совместный приём многих лекарственных препаратов с грейпфрутовым соком категорически противопоказан.

\*Обуславливают горький вкус сока.

**Фурки.** От лат. furca (furcula) – *двузубые вилы, рогатка, клешни*. Формы раздвоения, разветвления стебля. Например, при усиленном росте происходит образование многорядных *фуркатных* форм ячменя.

**Фурункул.** От лат. furunculus – буквально, *мелкий вор* (англ. petty thief), *чирей*. Гнойная инфекция волосяного фолликула.

**Фусцин.** От лат. fuscus – *тёмный, чёрно-бурый*. Липохромный пигмент (липопигмент), относящийся к группе *цериодов* (см. **Липофусцин, Цериоды**). Синонимы – *липофусцин, пигмент липоидный, пигмент изнашивания*.

**Футпринтинг.** От англ. footprinting – *отпечаток, след* (ноги). Метод изучения ДНК-белковых взаимодействий, основанный на том, что в участках ДНК, связанных с белком, например, белком-репрессором, ДНКаза не может внести разрыв в молекулу ДНК, и потому фрагменты, которые образуются в результате расщепления чистой ДНК, в этом участке отсутствуют, т. е. возникает пробел (*футпринт* или *отпечаток*).

**Фьюжн-гены.** От англ. fusion – *слияние*. Гены – продукты неравного кроссинговера.

“Разум растёт у людей в соответствии с мира познанием”.  
Эмпедокл

## X

*Если истина лежала бы на поверхности,  
то не нужна была бы наука.*

**Хабит.** От лат. habito – *обитать, жить*. Привычка.

**Хабитус (габитус).** От лат. habitus – *телосложение* < habito – *обитать, жить*. Физические характеристики тела человека.

**Хазмофиты.** От англ. chasm – *расселина, бездна, пропасть* и греч. phyton – *растение*. Растения, произрастающие в трещинах скал.

**Халаза.** От греч. chalaza – *узелок, бугорок*. Базальная часть семяпочки, переходящая в семяножку и закрепляющая семяпочку на плаценте.

**Халазогамия.** От греч. chalaza – *узелок, бугорок* и gamos – *брак*. Вростание пыльцевой трубки в семяпочку (проникновение пыльцевой трубки при оплодотворении в семязачаток через ткани её базальной части – халазу). Халазогамия встречается у берёзовых и ореховых. Синоним – *базигамия*.

**Халконы.** От греч. chalkos (χαλκοϛ) – *медь* (медного цвета). Фенольные соединения, производные дифенилпропана, служащие промежуточными продуктами биосинтеза флавоноидов. Встречаются в растениях в виде гликозидов, например, *флоридзина*. Агликон флоридзина *флоретин* – основное фенольное соединение коры и листьев

яблони. У человека флоридзин вызывает интенсивное выведение из организма с мочой глюкозы, так называемый “флоридзиновый диабет”.

**Халоны.** От греч. *chalo* (χαλω) – *расслабляю\** (χαλαω – *нарушать, менять, расстраивать*). Тканеспецифические регуляторы пролиферации клеток, найденные во всех тканях в соответствии с теорией, разработанной английскими исследователями Буллоу и Лоренсом (W. S. Bullough, E. V. Laurence, 1960), и независимо от них норвежцем Иверсенем (O. N Iversen, 1970). Согласно теории, халон при помощи механизма отрицательной обратной связи ингибирует пролиферацию молодых клеток того вида, из зрелых клеток которого он выделен. В общем смысле, халоны – это регуляторные вещества – ингибиторы пролиферации, действующие на близком расстоянии в пределах одной ткани. С помощью представлений о халонах удалось объяснить механизм возникновения компенсаторного роста органов и тканей, например, гипертрофию одной почки в случае потери второй. Синоним (англ.) – *кейлоны*.

\*Термин введён по контрасту со словом *гормон* (от греч. *ормао* – *возбуждаю*) Буллоу и Лоуренсом для обозначения тканеспецифического фактора из клеток эпидермиса мыши, обратимо подавляющего размножение эпидермальных клеток.

**Хамартома.** От греч. *hamartia* – *ошибка, неправильность* и *ома* – *вздутие*. Опухоль, локализуемая в гипоталамусе. Её главный диагностический признак – непроизвольный, неконтролируемый смех.

**Хамефиты.** От греч. *chamai* – *на земле* и *phyton* – *растение*. Карликовые растения, у которых почки возобновления расположены на высоте ниже 50 см, что обеспечивает им укрытие под снегом зимой, в густых зарослях злаков в саванне или под покровом растительных остатков в сухой сезон в тропическом поясе. К хамефитам относятся как деревянистые формы (например, черника, вереск), так и травянистые (капуста, барвинок).

**Хантавирусы.** От названия прототипа – вируса Хантаан, вызывающего *корейскую геморрагическую лихорадку*, для которой характерны головная боль, почечная недостаточность, петехиальные кровоизлияния (см. **Петехии**) и шок. Относятся к семейству буньявирусов (входят в гетерогенную группу *робовирусов*) (см. **Буньявирусы, Робовирусы**). Хантавирус вызывает *хантавирусный лёгочный синдром*, летальность при котором достигает почти 40 %. Синоним – вирус Син Номбре. Вирус эндемичен для оленьих хомячков (передаётся при вдыхании пыли или аэрозолей, содержащих высохшие экскременты и мочу животных).

**Хантингтин (huntingtin).** Одноимённое название гена\* и белка, кодируемого геном, ответственных за развитие болезни Хантингтона\*\*. Сравнительные исследования показали, что ген существует уже более миллиарда лет, поскольку примитивная его форма, не содержащая тринуклеотидных повторов CAG (триплетов ЦАГ), обнаружена у слизевиков миксомицетов *Dictyostelium discoideum\*\*\**. Ген присутствует

в геномах как первичноротых (насекомые, ракообразные и моллюски), так и вторичноротых, включая всех позвоночных и особую ветвь вторичноротых – иглокожих (именно у них в гене появляются два ЦАГ-триплета, однако сам ген экспрессируется не в нервной ткани). Два триплета ЦАГ обнаружены и у ланцетника (примитивного представителя головохордовых), у которого начинает проявляться продольная поляризация нервной трубки, когда в её головном отделе формируется небольшое вздутие – будущий предшественник головного мозга у позвоночных. Анализ геномов позвоночных животных показал, что, чем сложнее организация ЦНС, тем большее количество триплетов содержится в гене хантингина, достигая максимума у человека (так в среднем у мышей их 7, у собак 10, у свиней 18, а у человека в норме от 8 до 39; при этом у разных особей одного вида длина повторов варьирует). Уже показано, что ген начинает работать на стадии гаструляции, а на стадии нейруляции наиболее активен, принимая участие в формировании нервной трубки. Позднее ген принимает участие в регуляции образования новых нейронов и связей между ними. Мало того, показано, что экспансия ЦАГ-повторов в нейронах головного мозга человека повышает уровень интеллекта и способностей к социализации. Люди с большим числом повторов ЦАГ обладают большим количеством нейронов в “бледном шаре” (см. Паллидум, “Система вознаграждения”), а “нормальная” форма гена делает нейроны более устойчивыми к стрессу, повышая в мозгу уровень нейротрофических факторов (см. **Нейротрофические факторы**). Таким образом, увеличение числа ЦАГ-повторов, как некий бустер\*\*\*\*, способствует более эффективному развитию и функционированию ЦНС, но при этом существует определённый *порог*, при котором экспансия повторов приводит к патогенным эффектам. Воистину, всё хорошо, что в меру! (см. **Хорея Хантингтона, Антиципация, Репликация ожидаемая**).

\*Носит также название – ген *Вольфа-Хирихорна*.

\*\*Прежде заболевание называлось *хронической наследственной хореей*.

\*\*\*Ген на определённой стадии онтогенеза слизевика (при неблагоприятных условиях среды) отвечает за агрегацию свободных одиночных амёб и формирование слизистого тела (псевдоплазмодия) (см. **Плазмодии**). К тому же этот ген контролирует и процесс размножения амёб, и их реакции на действие раздражителей внешней среды (перемещение в направлении пищи), т. е. характеризуется выраженной многофункциональностью (см. **Белки, работающие по совместительству**).

\*\*\*\*От англ. booster < boost – *повышать давление*. Устройство, увеличивающее эффективность работы.

**Хаотропные вещества\***. От греч. chaos – *разверзаюсь* (пропасть) и tropos – *поворот*. Вещества, разрушающие двойной фосфолипидный слой (RBr, KSCN, дийодсалицилат лития).

\*Первоначально применялись для солюбилизации мембранных белков, например, *гликофорина* из мембран эритроцитов. В последнее время для этих целей чаще используются детергенты (см. **Детергенты**).

**Хары.** От лат. *chara* – вид корнеплода. Одно- или многоклеточные “корневые” клубеньки, образующиеся на ризоидах и погружённых в грунт (или ил) участках “стеблей” у харовых водорослей, которые после периода зимнего покоя прорастают в новые растения.

**Харофиты.** От лат. *chara* – вид корнеплода, а также дикая капуста (полевой тмин) и греч. *phyton* – растение. Растения, у которых на ризоидах формируются корневые клубеньки – *хары* – органы вегетативного размножения.

**Харовые водоросли (Charales).** Лучицы – зелёные многоклеточные водоросли пресных и солоноватых водоёмов, похожие на миниатюрные деревья или, точнее, хвощи (т. е. водоросли, имеющие сложное строение). У них есть образования, по форме и функциям напоминающие корни, листья, стебли и семена высших растений, но анатомически не имеющие ничего общего с этими органами. Отличительной особенностью харовых водорослей является также наличие многоклеточных половых органов (у других водорослей они состоят из одной клетки). Синоним – *хара* (Chara).

**Хасыреи.** Продуктивные тундровые экосистемы – своеобразные оазисы с кустарниково-луговой растительностью, включающие и редкие для севера Западной Сибири элементы флоры, в которых прирост биомассы больше, чем в окружающих биосистемах. Урожайность фитомассы в хасыреях может достигать до 200–300 центнеров на один гектар, тогда как фоновая тундра даёт только от 8 до 29 центнеров. Хасыреи представляют собой котловины бывших термокарстовых озёр, опустевших из-за таяния вечной мерзлоты и термоэрозионных процессов, приводящих к стоку воды и осушению таких котловин. Повышенная урожайность в хасыреях обеспечивается плодородными отложениями, представленными накопленными на дне озёр биогенными элементами (азотом, фосфором, калием, кальцием и магнием), а также микроэлементами (кобальтом, медью, молибденом и цинком), которые после осушения создают условия для процветания растений в тех же климатических условиях.

В Восточной Сибири (Якутии) подобные плоские понижения поверхности тундры (аналоги хасыреев) называются *аласами*.

**Хейлослиз.** От греч. *cheilo* – губной и *schiso* – расщелина, расщепление. Порок развития, известный под названием “заячья губа” (расщелина верхней губы) и наблюдающийся в некоторых семьях у 20–54 % всех их членов (см. **Голопросэнцефалия**).

**Хёкст (Hoechst 33258).** Флуоресцирующий краситель (флуорохром), используемый в цитогенетике для выявления ДНК, а также дифференциальной окраски хромосом – *H-окраска*. Связывается

с молекулой ДНК в её узкой бороздке в районах, обогащённых А–Т-парами.

**Хелаты, хелаторы (хелатоны).** От греч. *khêle* – *щипцы, клешни* (краба, рака). Соединения, способные образовывать прочные неионизирующие водорастворимые комплексы с неорганическими катионами (в том числе с тяжёлыми металлами). Примером хелата служит ЭДТА\* (этилендиаминтетрауксусная кислота). Синонимы – *клешнеобразующие агенты* и *комплексоны*.

\*В 30-х годах XX века была запатентована немецкой фирмой “Фарбениндустри” в качестве средства смягчения воды.

**Хеликаза (ДНК-хеликаза) (ДНК-геликаза).** От англ. *helix* – *завиток, спираль* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Белок-фермент, продукт гена *dnaB* у прокариот, например, у *E. coli*, участвующий в формировании репликативного комплекса (реплисома) (см. **Ориджин**). Геликаза расплетает двойную спираль ДНК на две одиночные цепи в процессе репликации, разрывая водородные связи между основаниями двух цепей. При этом хеликаза движется по молекуле ДНК, представляя собой наномашину\*. В результате образуются одноцепочечные участки ДНК и репликативная вилка продвигается вперёд. Одноцепочечные молекулы ДНК тут же покрываются специальным белком, получившим название *дестабилизирующий спираль* белок – *helix-destabilizing proteins*, или *SSB-protein*, (*single-strand DNA-binding proteins*), исключая возможные нарушения и повреждения в структуре одиночных цепей ДНК. При этом *SSB*-белки не закрывают оснований и оставляют их доступными для ДНК-полимеразы.

\*По предположению академика РАН А. С. Спирина, возможно, первую примитивную наномашину в эволюционной истории Жизни на Земле.

**Хелицеры.** От греч. *chelicera* – *клешни*. Верхние челюсти представителей подтипа членистоногих *Chelicerata*, представляющие первую пару видоизменённых головных конечностей. Синоним – *клешни* (англ. *pincers* – *клещи, щипцы, клешни*).

**Хелперы (Т-хелперы)\*.** От англ. *helper* – *помощник*. Клетки иммунной системы, относящиеся к субпопуляции Т-лимфоцитов. Несут на своей поверхности молекулы гликопротеина CD4, который распознаёт чужеродные антигены, а также трансмембранный белок CCR5 (хемокиновый рецептор), играющий роль входных ворот для ВИЧ\*\*. Активированные Т-хелперы вырабатывают большое количество различных *цитокинов* (интерлейкинов) и, тем самым, координируют работу множества типов клеток иммунной системы, а также способны вступать в клеточный цикл и пролиферировать. Различные клоны клеток-хелперов обозначаются символом Th-, например, Th-2, Th-17. Синонимы – *Т-хелперы, клетки-индукторы, клетки-координаторы*.

\*Клетки названы так потому, что оказывают своеобразную помощь В-клеткам в продукции иммуноглобулинов.

**\*\*При ВИЧ инфекции** в ходе пролиферации Т-хелперы подвергаются апоптозу, что катастрофическим образом сказывается на течении заболевания. Отсюда, количество циркулирующих в крови Т-хелперов является диагностическим и прогностическим показателем течения болезни.

**Хемикриптофиты (гемикриптофиты).** От греч. *hemi* (геми) – *полу* (половина), *kryptos* – *скрытый* и *phyton* – *растение*. Растения, скрытые наполовину. У них зимующие почки находятся на уровне земли и окружены розеткой постоянных листьев (одуванчик, маргаритка) или защитными чешуйками (крапива *Urtica dioica*).

**Хемокиновые рецепторы (CCR).** Группа цитокиновых рецепторов, к которым относится, например, корецептор CCR5, позволяющий вирусу СПИДа проникать в клетки, несущие CD4-рецепторы. Хемокиновые рецепторы часто разделены на *сигнал-передающие* субъединицы, в результате чего обладают дублирующим, а также плейотропным действием (см. **Хемокины**). Синоним – *цитокиновые рецепторы*.

**Хемокины.** От греч. *chemo* – *химия* и *kinesis* – *движение*. Полипептидные факторы из группы цитокинов – индукторы процесса воспаления, принимающие участие в активации, *привлечении\** и миграции лимфоцитов и фагоцитирующих лейкоцитов и макрофагов в очаги воспаления. Хемокины синтезируются тканевыми клетками, эндотелиальными клетками сосудов и резидентными нейтрофилами и макрофагами, находящимися в зоне инфекции, зоне воспаления и повреждения. Такие хемокины, как интерлейкин-8 и C5a привлекают к месту инфекции, главным образом, нейтрофилы, а MCP-1, MIP и RANTES привлекают макрофаги и моноциты. (см. **Цитокины**). Синоним – *хемотаксические цитокины* (цитокины, вызывающие хемотаксис) (см. **Хемотаксис**).

\*Играют роль аттрактантов.

**Хеморецепторы.** От греч. *chemo* (*chēmeia*, *chemi*) – часть сложных слов, указывающая на отношение к химии и *рецепторы*. Терминальные образования различных сенсорных систем, позволяющих организму воспринимать химические соединения окружающей среды. Например, у калифорнийского белопятнистого осьминога на щупальцах расположены 16 млн. хеморецепторов (см. **Рецепторы, Аттрактанты, Феромоны**).

**Хеморецепция.** Процесс восприятия химических раздражителей, несущих определённую, важную для организма, информацию. С хеморецепцией связаны наиболее древние и примитивные чувства, такие как обоняние и вкус. Считается, что хеморецепция основана на простом принципе точного соответствия химической структуры раздражителя и “посадочных площадок” на соответствующих рецепторах (принцип “ключа и замка”). Так, хорошо известно, что два химически очень сходных спирта – *инозит* (с циклической структурой) и *дульцит* (в виде цепи) – вызывают у мясной мухи две абсолютно противоположные реакции – соответственно, пищевую и реакцию избегания. Люди обычно различают

четыре или пять элементарных вкусов: сладкий, солёный, горький, кислый и вкус, называемый “умами” (вкус глутамата натрия)\*. В последнее время к списку добавлен ещё и вкус жира (fat). Люди обычно также различают семь основных запахов: камфорный, мускусный, мятный, цветочный, эфирный, едкий и гнилостный (трупный запах и запах тухлых яиц). Наши описания незнакомых запахов обычно строятся на сравнении с этими наиболее известными (эталонными) запахами. Хеморецепция у многих животных, а также низших организмов, например, насекомых составляет основу их жизнедеятельности. На ней строятся пищевые, половые, поведенческие реакции (см. **Аттрактанты, Феромоны**).

\*В 1909(?) г. японец Икеда выделил в японской кухне вкус глутаминовой кислоты (вкус соевого соуса), который он назвал “умами”, что означает “восхитительный”, “свежий”. Считается, что этот вкус отличает качественную мясную пищу (вкус, соответствующий свежему мясу, и с биологической точки зрения он понятен!). Для слова “умами” нет специального русского эквивалента, поэтому оно используется как чистая “калька” с японского языка. Глутаминовая кислота или её соль глутамат натрия – вещества, практически повсеместно добавляемые в пищевые полуфабрикатные продукты. Есть также точка зрения, согласно которой глутамат натрия просто усиливает ощущение других вкусов. На самом деле глутамат ничего не усиливает, поскольку на языке человека для него есть *свои собственные глутаматные метаболитные рецепторы*, в частности, рецептор номер 4 (mGlu4), который обнаружен также и в головном мозгу (см. **Глутаминовая кислота**). Некоторые индивидуумы вкус умами воспринимают как вкус жареного мяса с дымком (вкус барбекю). Интересно отметить, что выделено вещество *меркулин*, не относящееся к сахарам, но стимулирующее вкусовые рецепторы, воспринимающие сладкое.

**Хемосинтез\***. От греч. *chemo* – *химия* и *synthesis* – *соединение, сочетание, составление*. Автотрофный тип обмена веществ, свойственный некоторым микроорганизмам, использующим в качестве источника энергии для синтеза органических соединений реакции окисления простых неорганических соединений.

\*Хемосинтез был открыт в 1890 г. русским учёным С. Н. Виноградским (1856–1953) при изучении бесцветной бактерии *беггиатоа* (*Beggiatoa*) – обитательницы горячих сероводородных источников, окисляющей  $H_2S$  и накапливающей серу (при недостатке сероводорода бактерия способна окислять и серу). Виноградский открыл также бактерии нитрификаторы и изучал железобактерии.

**Хемосистематика**. От позднегреч. *chemo* – *химия*. Систематика организмов, построенная на основе способности отдельных видов синтезировать определённые метаболиты, например, на способности высших растений синтезировать различные флавоноиды.

**Хемотаксис\***. От позднегреч. *chemo* – *химия* и *taxis* – *расположение по порядку (упорядоченное движение)*. Двигательные реакции клеток

или одноклеточных организмов, включая подвижные бактерии, обусловленные химическими соединениями или изменениями их концентрации. Другими словами, процесс направленного движения подвижных клеток (например, лейкоцитов и сперматозоидов), а также подвижных микроорганизмов, растений и животных под влиянием химических стимулов (в зависимости от градиента концентраций хемотаксических агентов, главным образом пептидов и белков). Например, хемотаксические пептиды бактерий вызывают хемотаксис нейтрофилов, проникающих в очаг воспаления. Возможно, что хемотаксический процесс обеспечивает целенаправленный рост аксонов в эмбриогенезе, или при их посттравматической регенерации. Различают *положительный* (движение в сторону раздражителя) и *отрицательный* хемотаксис. Классический пример положительного хемотаксиса – скопление сперматозоидов папоротника (антерозоидов) на архегонии, выделяющем привлекающее вещество – яблочную кислоту (малат) (см. **Таксисы**).

\*Термин был предложен Вильгельмом Пфедфером (1845–1920) ещё в XIX веке.

**Хемотаксические факторы.** От позднегреч. *chemo* – *химия* и *taxis* – *расположение по порядку* (буквально, *движение в сторону упорядочивания*). Вещества, привлекающие к очагу воспаления нейтрофилы. Эта функция свойственна *калликреину*, *факторам комплемента C3a и C5a*, *лимфокинам* и ряду веществ, секретируемых тучными клетками.

**Хемотропизм.** От позднегреч. *chemo* – *химия* и *tropos* – *поворот*. Направленный в сторону химического стимула рост растений.

**Хемотрофы.** От позднегреч. *chemo* – *химия* и *trophe* – *питание*. Организмы (бактерии), способные усваивать CO<sub>2</sub> за счёт энергии, получаемой при окислении неорганических соединений. К хемотрофам, например, относятся аэробные бактерии (водородные, нитрифицирующие, тионовые и др.), которые усваивают CO<sub>2</sub> так же, как при фотосинтезе (цикл Кальвина). Анаэробные хемотрофы восстанавливают, например, соединения серы. В 2011 г. обнаружены бактерии, обитающие в условиях вечной мерзлоты, в лавовых трубках из оливина\* на высоте 5000 м в Каскадных горах. В отсутствие органического материала и кислорода эти бактерии для получения энергии окисляют оливинное железо (т. е. относятся к *литотрофам*). В то же время, бактерии, добытые из льда, в условиях с нормальным содержанием кислорода и при комнатной температуре способны использовать в качестве источника энергии сахар, т. е. являются факультативными хемотрофами (см. **Литоавтотрофия**, **Литотрофы**, **Хемосинтез**). Синонимы – *хемосинтетики*, *литотрофы*.

\*Минерал оливин имеет вулканическое происхождение и содержит не окисленное железо (состоит из силикатов магния и железа). Получил своё название из-за жёлто-зелёного цвета от лат. “*oliva*” < *oleum* – *масло*.

**Хиазма (хиазм)\*.** От лат. *chiasmus (chiasmus)* – *расположение в крестообразном порядке* (перекрёст в виде буквы  $\chi$ ). 1. Структура ДНК, возникающая в мейозе (в мейотической профазе), в которой две гомологичные хромосомы обмениваются своими участками. Хиазмы становятся видимыми, как только начинается диплотена. Образование хиазм и кроссинговер – это одно и то же явление (см. **Кроссинговер**).

2. Анатомическая структура – *перекрест зрительных нервов* внутри головного мозга.

\*Термин был предложен в 1909 г. голландским цитологом Янсеном для обозначения места переплетения хромосом при кроссинговере.

**Хиастоневральный.** От греч. *chiasmus* – *крестообразное расположение, перекрест* (в виде буквы  $\chi$ ) и *neuron* – *нерв*. Хиастоневральная (перекрещенная) нервная система характерна для переднежаберных моллюсков, поскольку у них плевровисцеральные коннективы образуют хиазму (см. **Коннективы, Хиазма**).

**Хиатус.** От греч. *hiatus* – *цель, отверстие*. 1. В общем смысле – промежуток или лакуна между органами. 2. Отверстие в диафрагме, через которое проходит пищевод. При ослаблении мышечной ткани вокруг хиатуса может возникнуть хиатальная грыжа, при которой брюшная часть пищевода и верхняя часть желудка продвигаются в грудную клетку. Хиатальная грыжа часто сопровождается изжогой.

**Хилоз.** От англ. *chylosis* – *образование млечного сока* (см. **Хилус**).

**Хиломикроны.** От греч. позднелат. *chylus* (греч. *chylos*) – *сок* и *mikros* – *малый*. Молекулярные липопротеиновые комплексы диаметром от 100 до 500 нм, циркулирующие в плазме крови, образованные триацилглицеринами, фосфолипидами, холестерином и транспортными полипептидами (различными аполипопротеинами). Аполипопротеины несут сигналы (распознаются поверхностными рецепторами клеток), способствующие поглощению и метаболизму содержимого хиломикронов. Хиломикроны разрушаются липолитическим ферментным комплексом крови, носящим образное название “*просветляющий фермент*” и активирующимся гепарином, который освобождается базофилами (см. **Аполипопротеины, Базофилы**).

**Хилопоз.** От позднелат. *chylus* (греч. *chylos*) – *сок* и *poiesis* – *творчество, создание*. Образование лимфы в кишечнике и её поглощение (резорбция) лимфатическими сосудами.

**Хилум.** От лат. *hilum* – *безделица, малость, пустяк, рубчик*. 1. Ворота органа. 2. Выемка, вырезка. 3. В ботанике, рубчик семени; место выхода пыльцевой трубки. 4. Ядро крахмального зерна (центр инициации крахмалообразования в амилопластах, видимый в световой микроскоп). Разрастаясь путём аппозиции (аппозиционный рост, создающий слоистую ультраструктуру), крахмальное зерно заполняет весь амилопласт и, в конце концов, его размеры начинают превышать исходные размеры амилопласта (см. **Амилопласты**).

**Хилурия.** От лат. *chylus* – сок, *urion* – моча и *-ia* – условия. Патология, при которой у больного образуется так называемая “млечная моча”, в результате наличия аномальной связи между выводящим мочевым трактом и лимфатической дренажной системой кишечника.

**Хилус.** От позднелат. *chylus* < греч. *chylos* – сок. 1. В ботанике, млечный сок. 2. В физиологии, название лимфы, содержащейся в лимфатических сосудах брыжейки тонкого отдела кишечника во время пищеварения и переносимой лимфатической системой через грудной проток в общую циркуляцию. Из-за высокого содержания в хилусе различных липидов (в виде хиломикронов) он имеет мутновато-белый цвет. Синоним – *млечная жидкость*.

**Химерная ДНК.** От греч. *Chimaira* – мифологическое чудовище (см. **Химеры**). ДНК, состоящая из последовательностей различного происхождения (см. **Гибридная ДНК**, **Рекомбинантная ДНК**).

**Химерные белки.** От греч. *Chimaira* – мифологическое чудовище. Белки, молекулы которых включают фрагменты разных белков. Синоним – *гибридные белки*.

**Химерные рецепторы антигенов.** От англ. акронима CAR – *chimera receptor antigens* (см. **Химеры**). Рецепторы, присоединяемые к Т-клеткам, которые приобретают способность реагировать на специфические белки лейкозных клеток, содержащиеся в больших количествах, чем в нормальных клетках, с целью разрушения аномальных клеток. Представляют собой комплексы, состоящие из двух компонентов иммунной системы, не встречающиеся в норме в организме. Получение таких рецепторов используется как новый методический подход в терапии хронических лейкозов у взрослых и острого лимфобластного лейкоза (ALL) у детей, которым не помогает традиционная химиотерапия.

**Химеры.** От греч. *Chimaira* – мифологическое чудовище\*. В генетике *химерами* называют организмы, полученные в результате соединения эмбриональных клеток генетически неоднородных организмов, включая и человека (см. **Микрохимеризм**). Скорее всего, найдётся немало людей, которые в действительности являются генетическими “химерами”. Поскольку, если в природе не редко происходит процесс разъединения бластомеров, приводящий к появлению однойцевых близнецов, то вполне вероятен и процесс, при котором на самых ранних стадиях эмбрионального развития происходит объединение (менее точный термин *слияние*) бластомеров двух эмбрионов, с последующим развитием их как одного организма. В этом случае возникает организм-химера, состоящий из клеток, содержащих различные геномы (см. **Ксенология**).

В 1984 г. из мозаичного эмбриона была получена жизнеспособная взрослая овце-козлиная химера путём перемешивания 8-клеточного эмбриона овцы с тремя 8-клеточными эмбрионами козы (Fehille C. B. et al. Interspecific chimaerism between sheep and goat. Nature, 1984, v. 203, p. 1355–1356).

\*От греч. Chimaira – имя мифологического огнедышащего чудовища, обитавшего в преддверии подземного мира (Орка), с львиной головой и пастью, туловищем козы и хвостом с головой змеи на конце. Другими словами, химера – существо, состоящее из частей тела разных животных. В переносном смысле *химера* – несбыточная фантазия, нереальный вымысел.

**Химозин.** От греч. chymos (позднелат. chymus) – сок (кашица) и греч. zyme – закваска (*дрожжи*), энзим. Фермент (протеаза) желудочного сока, вызывающий в присутствии ионов кальция ( $\text{Ca}^{2+}$ ) створаживание молока (переход растворимого *казеиногена* в нерастворимый *казеин*) (см. **Казеин**). Секретируется главными клетками желудочных желёз. Представляет собой аспартильную протеиназу, расщепляющую в молекуле казеина пептидную связь между Phe<sub>105</sub>–Met<sub>106</sub> с образованием пара-к-казеина и макропептида. Получают из сычуга – четвёртого отдела желудка телят\*. Синоним – “*сычужный фермент*” – традиционный фермент в сыроделии, необходимый для созревания сыра.

\*Синоним (англ.) – *abomasum*.

**Х-инактивация.** Эпигеномный механизм, позволяющий выравнивать разницу в количестве сцепленных с половыми хромосомами генов у женщин по сравнению с мужчинами. Обнаружен участок в Х-хромосоме (локус Xq13), инактивирующий (“выключающий”) её и названный *Х-инактивационным центром* (Х-и.ц.)\*. В результате инактивации возникает структура хроматина, называемая *тельцем Барра* (см. **Тельце Барра**, “**Барабанные палочки**”). Однако не все гены, расположенные в “спящей” Х-хромосоме неактивны. Некоторые из генов, локализованных в основном в псевдоаутосомных районах (PAR), остаются активными (см. **Х-хромосома**). Клетка с определённой инактивированной хромосомой производит дочерные клетки с той же самой инактивированной хромосомой, хотя первоначальный процесс инактивации, по-видимому, происходит случайным образом\*\*. Поэтому носительство Х-сцепленных рецессивных генов (гетерозиготность) у женщины, если и проявляется клинически, то, как правило, в сглаженной форме. Синоним – *лайонизация* (см. **Лайонизация**, **Компенсация дозы генов**).

\*Brown C.J., Lafreniere R.G., et al., Nature, 1991, Jan 3; 349(6304), 82–84. С локуса *Xist*, расположенного внутри Х-инактивационного центра, транскрибируется особая инактивирующая *Xist*-РНК, длиной около 17 тысяч нуклеотидных остатков\*\*\*, которая тут же связывается с Х-хромосомой (со многими её сайтами, как бы оплетая или “заштриховывая” их), осуществляя, по-видимому, транскрипционное “глушение”. При этом остаётся активным только сам ген *Xist*. В инициации инактивации принимает участие ещё один ген, обозначенный как перевёртыш гена *Xist* – *Tsix*, который транскрибируется до начала транскрипции гена *Xist* с противоположной цепи локуса, и потому его РНК имеет антисмысловую последовательность *Xist*-РНК. Предполагается,

что прекращение транскрипции гена *Tsix* на X-хромосоме запускает процесс инактивации её посредством *Xist*-РНК.

\*\*Эксперименты по клонированию пятнистых (черепаховых) кошек, несущих на шкуре узор из чёрных и рыжих пятен, продемонстрировали случайность процесса X-инактивации (Shin T., Kraemer D., et al. A cat cloned by nuclear transplantation. *Nature*, 2002, Feb 21; 415(6874), 859–861).

\*\*\*Название образовано от англ. *X-inactive specific transcript* – X-неактивный специфический транскрипт. Транскрибируется с инактивированной X-хромосомы.

**Химотрипсин.** От греч. *chymos* – сок и *thrypsis* – разжижение. Протеаза (протеиназа) желудочно-кишечного тракта (специфична к карбоксильным связям гидрофобных аминокислот). Синтезируется в поджелудочной железе и секретируется в неактивной форме в виде предшественника *химотрипсиногена*.

**Химус.** От позднелат. *chymus* (греч. *chymos*) – сок. Содержимое тонкого отдела кишечника – полужидкая пищевая каша. Поступая из желудка, химус растягивает стенку тонкого отдела кишечника и вызывает маятникообразные и перистальтические движения стенки кишки.

**Хинин (хина).** От англ. *quinine* < испанск *quina* < перуанск. язык кечуа *kina* (*kinakina*) – кора. Алкалоид хинного дерева *цинхоны* (*Chinchona lancifolia* или *Chinchona ledgeriana* - дерева Леджера) и других растений из семейства мареновых (*Rubiaceae*). С химической точки зрения – полиаминогликозид. Хинин издавна используется для лечения малярии\*, поскольку угнетает жизнедеятельность малярийного плазмодия, однако современные штаммы плазмодия уже выработали к нему устойчивость\*\*. У человека хинин угнетает центр терморегуляции и снимает тяжёлый озноб, возникающий в результате массового выхода плазмодиев из эритроцитов (действует как жаропонижающее и обезболивающее средство). Способен также замедлять распространение возбуждения в пучке Гиса (удлиняет рефрактерный период), и раньше широко использовался как антифибриллятор (лекарство против мерцательной аритмии). Правовращающий изомер хинина носит название *хинидин*.

\*Хинин был получен в 1820 г. французскими учёными Пельтье и Кавенту, которые выделили его из коры хинного дерева (“хинной корки”), завезённую в Европу ещё отцами-иезуитами. Справедливости ради следует сказать, что ещё в 1816 г. русский учёный Ф. И. Гизе впервые получил хинин в кристаллическом виде.

\*\*В настоящее время появились новые препараты, полученные из полыни (*Artemisia*), в частности, *артемизин* (*артемизинин*), которые подавляют развитие всех штаммов малярийного плазмодия, не чувствительных к хинину (см. **Артемизинин**).

**Хиноны.** Продукты окисления фенолов и полифенолов (и их производных – катехинов) полифенолоксидазой при различных повреждениях растений, в результате которых фермент и субстрат

соединяются. Образующиеся при этом хиноны взаимодействуют с белками с образованием интенсивно окрашенных комплексов (в результате происходит почернение бананов, картофеля, грибов). Изменение цвета – следствие химического процесса, обеспечивающего механизмы защиты растений от инфекции (хиноны осаждают (дубят) белки, что преграждает путь инфекции)\*. Парная система хинон/гидрохинон\*\* (кофермент Q – витамин K<sub>1</sub>) принимает участие в реакциях фотосинтеза, а также входят в состав дыхательной цепи (цепи переноса электронов) (см. **Филлохинон, Убихинон**).

\*Получен сорт шампиньона двуспорового, у которого методом редактирования генов CRISPR/Cas9 вырезали небольшой фрагмент гена, кодирующего *полифенолосидазу*, в результате чего белые шляпки грибов перестали темнеть на срезах (см. **Геномное “редактирование”**).

\*\*Жуки-бомбардиры используют для защиты от врагов (например, тростниковых жаб-ага) реакцию взаимодействия гидрохинона с перекисью водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) для получения взрывной горячей (до 100 °С) и пахучей струи газов. В теле жука находятся два резервуара, содержащие отдельно гидрохинон и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, которые при опасности жук смешивает, производя выстрел (выходит, что жуки изобрели бинарное оружие намного раньше человека!).

**Хиральность.** От греч. *cheir* – *рука*. Свойство молекул иметь ту или иную стереохимическую ориентацию. Другими словами, несовпадение при наложении зеркальных форм молекул (как левая и правая рука). “Живое” по каким-то неизвестным нам причинам уже на ранних этапах химической эволюции отобрало “левовращающие” протеиногенные аминокислоты (L-аминокислоты) и “правовращающие” сахара (D-сахара)\*. А может, всё определилось чистой случайностью? Ответ мы не знаем! Однако, сейчас мы уже знаем, что в Космосе существуют хиральные молекулы. В 2016 г. с помощью радиотелескопов был обнаружен хиральный оксид пропилена в облаке Стрельца В2, представляющем собой скопление межзвёздного газа. Ещё раньше в метеоритах обнаружили хиральные аминокислоты; причём в метеорите, упавшем зимой 2000 г. в озеро Тагиш (Канада), обнаружили преобладание левосторонних аминокислот. (См. D. P. Glavin et al. Unusual nonterrestrial L-proteinogenic amino acid excesses in the Tagish Lake meteorite. *Meteoritics and Planetary Science*, 2012, v. 47, p. 1347–1364).

\*От лат. *laevus* – *левый* и *dexter* – *правый*. Хиральностью не обладает только простейшая заменимая аминокислота глицин (Gly), или аминокислота глицин (глицин – ахиральная молекула) (см. **Аминокислоты, Глицин**).

**Хирономиды (Chironomidae).** От лат. *chironomos* – *мастер пластических движений рук* (изящной жестикуляции) < греч. *chiron* (*cheir*) – *рука*, *nomos* – *закон* и *eidos* – *сходство, вид*. Комары-дергуны (звонцы)\*, семейство двукрылых, подотряда длинноусых. У имаго ротовой аппарат редуцирован, и они не питаются. В слюнных железах хирономид

содержатся политенные хромосомы. Особенно крупные пуфы четвёртой хромосомы у личинок *Chironomus* (мотылей) носят название *колец Бальбиани* (см. **Кольца Бальбиани**).

\*По вечерам большими стаями парят в воздухе, издавая звенящий звук.

**Хиروطерофилы.** От греч. *chiron* – *рука*, *pteron* – *крыло* и *philea* – *склонность*. Растения, опыляемые летучими мышами (рукокрылыми).

**Хи-сайт (Chi-site).** От греч. *chiasmus* – *хиазм* (крестообразный порядок расположения), *перекрёст*. Октамерная последовательность ДНК (GCTGGTGG), встречающаяся в “горячих точках” рекомбинации у *Escherichia coli*.

**Хитин.** От греч. *chitôn* – *кожа, оболочка, покров, туника* (плащ). Полисахарид (гомополимер N-ацетилглюкозамина) – основной компонент наружного скелета насекомых и панцирей ракообразных (водных рачков, крабов и креветок). Хитин – также главный волокнистый компонент клеточных стенок грибов (аскомицетов, зигомицетов и базидиомицетов).

**Хитозан.** От греч. *chitôn* – *кожа, оболочка, покров* и суффикс “-зан”, говорящий о том, что это полисахарид. Дезацетилированное полисахаридное производное хитина ракообразных (получают из хитина морских крабов). Используется как сорбент (сорбционный материал) и биологически инертный материал (хитозан-коллагеновые маты) для медицинских повязок, особенно при лечении ожогов и трофических язв (с добавлением факторов роста). Показано также, что сульфатированные производные хитозана ингибируют синцитиеобразование, вызванное ВИЧ (блокируют специфическое связывание CD4-рецепторов с gp120 и подавляют слияние клеток) (см. **ВИЧ**).

**Хитоны.** От греч. *chitôn* – *кожа, покров, плащ*. Класс панцирных бокоплавных моллюсков (*Loricata, Polyplaphora*). Обладают раковиной из восьми подвижно сочленённых пластинок, позволяющих им сворачиваться на брюшную сторону.

**Хит-шоковые белки (hsp)\*.** От англ. *heat* – *жар, тепло*, *shock* – *удар, толчок, потрясение* и *proteins* – *белки*. Второе название белков *шаперонов*, включающих три семейства белков теплового шока: *hsp60*, *hsp70*, *hsp90*. Своё название получили потому, что синтез этих белков возрастает при повышении температуры, а также при стрессах разного вида, переживаемых организмом. Функции хит-шоковых белков заключаются, во-первых, в защите клеточных белков от денатурации и, во-вторых, в обеспечении правильного сворачивания (правильной конформации при фолдинге) растущей полипептидной цепи (см. **Шапероны, Фолдинг**).

\*Открытие хит-шоковых белков было сделано случайно. Обнаружилось, что у дрозофил при повышении температуры тела на несколько градусов (при температуре тела млекопитающих) в клетках появляются новые белки.

Недавно российскими учёными было обнаружено, что белки теплового шока препятствуют образованию рубцовой ткани вокруг ксенотрансплантата при пересадке кусочков эмбриональной нервной ткани дрозофилы в мозг крысы.

**Хламидии.** От греч. *chlamys* – *накидка* и *eidos* – *сходство, вид*. Obligатные внутриклеточные бактерии, не способные к самостоятельной продукции энергии (АТФ), поэтому растут только внутри клеток хозяина (обычно внутри эпителиальных клеток слизистых оболочек). В клеточной стенке хламидий отсутствует слой муреина (см. **Муреин**). Хламидии отвечают за развитие *хламидиозов* – инфекций, передаваемых половым путём (уретрит, цервицит и венерический лимфогранулёматоз), а также других заболеваний, таких как атипичная пневмония, пситтакоз и трахома. Типичный представитель *Chlamydia trachomatis*, вызывающая конъюнктивиты и трахому, – наиболее частая причина заболеваний, передаваемых половым путём\*. Этот инфекционный агент также ассоциируют с синдромом Рейтера (аутоиммунным заболеванием).

\*Хламидиоз – самое распространённое и часто протекающее бессимптомно инфекционное заболевание, передаваемое половым путём, которое при отсутствии лечения приводит к воспалению тазовых органов, бесплодию или слепоте.

Интересно отметить, что хламидиоз в последние годы резко сократил численность австралийских коал.

**Хламидомонады.** От греч. *chlamys* – *накидка* и *monados* – *единица*. Одноклеточные зелёные водоросли (порядок вольвоксовых, класс равножгутиковых), ядра которых содержат гаплоидный набор хромосом. Диплоидны только зиготы, возникающие в результате изогамного (в большинстве случаев) полового процесса. Гаметы, несущие по два жгутика, образуются в материнской клетке в большом количестве (до 32–64 штук) и копулируют, как правило, только тогда, когда происходят из различных материнских клеток. Такой процесс называется *гетероталлизмом*.

**Хламидоспоры.** От греч. *chlamys* – *накидка* и *spora* – *семя*. Диплоидные споры с толстостенными оболочками, образующиеся при фрагментации мицелия (гиф) у грибов подкласса фрагмобазидиомицетов (к ним, например, относятся грибы порядка головнёвых (*Ustilaginales*)). Обеспечивают бесполое размножение. Поэтому их называют также спорами вегетативного происхождения. Из хламидоспор развиваются базидии, а на базидиях гаплоидные базидиальные споры, различающиеся физиологически (плюс и минус базидиоспоры) (см. **Артроспоры, Базидии, Оидии**).

**Хлороггенные клетки.** От хлор\* и греч. *agoge* – *увод, унос*. Клетки, происходящие из мезотелия и покрывающие снаружи поверхность средней кишки и многих сосудов у полихет. Наряду с метанефридиями обладают выделительной функцией.

\*От нем. Chlor < греч. chloros – *зелёновато-жёлтый*.

**Хлорамфеникол.** Антибиотик, продуцируемый\* *Streptomyces venezuelae* и подавляющий биосинтез белка у бактерий, путём специфического взаимодействия с бактериальными 70S-рибосомами (подавляет элонгацию пептидной цепи, ингибируя пептидилтрансферазу), не взаимодействуя при этом с эукариотическими 80S-рибосомами.

\*Образуется из *хоризмовой кислоты*, которая превращается в *n*-аминофенилпировиноградную кислоту, а не в *n*-оксифенилпировиноградную кислоту, как при синтезе тирозина.

**Хлоренхима.** От греч. chloros – *зеленовато-жёлтый, зелёный* и enchyma – *наполняющее*. Зелёная паренхима (хлорофиллоносная ткань). Ассимиляционная паренхима, клетки которой содержат многочисленные хлоропласты (зелёная паренхима, обеспечивающая реакции фотосинтеза). Хлоренхима в основном представлена только в освещённых частях растений.

**Хлоробактин.** От греч. chlōros – *зелёный* и (бакт)ерия. Каротиноид, присутствующий в зелёных серных бактериях (см. **Каротиноиды**).

**Хлорокруорины.** От греч. chlōros – *зелёный* и лат. cruor (cruoris) – *кровь*. Дыхательные пигменты зеленоватого оттенка, присутствующие в крови у некоторых видов кольцецов (см. **Гемоцианин, Гемэритрин**).

**Хлоропласты.** От греч. chlōros – *зеленовато-жёлтый, зелёный* и plastos – *оформленный* (plastēs – *образующий, формирующий*). Органоиды растительных клеток, содержащие хлорофиллы и каротиноиды (каротины и ксантофиллы), и обеспечивающие процессы фотосинтеза. Синтезируют самостоятельно около сотни белков, входящих в состав тилакоидов и собственных рибосом. В настоящее время считается, что хлоропласты произошли от цианобактерий (см. **Лейкопласты, Хромопласты, Каротиноиды**). Синоним – *пластиды*.

**Хлорофиллы.** От греч. chlōros – *зеленовато-жёлтый, зелёный* и phyllon – *лист*. Растительные пигменты – главные химические компоненты фотосинтетической системы, присутствие которых в хлоропластах высших растений\* определяет их зелёную окраску. В основе химического строения хлорофиллов лежит тетрапиррольная структура, представляющая собой конъюгированную систему с чередованием двойных и простых связей по кольцу. Такая резонансная система обеспечивает возможность различных перестроек с перераспределением внешних электронов без сдвига в положении какого-либо из образующих её атомов.

\*У низших растений хлорофиллы находятся в *хроматофорах*.

**Хоаноциты\*.** От греч. choanos (choane) – *воронка, внутренние ходы* и kytos – *клетка*. Клетки, выстилающие *спикулы*, каналы и камеры тела губки. Иначе, воротничковые клетки у губок. Похожи на воротничковых жгутиконосцев (*Choanoflagellata*). Хоаноциты имеют по одному длинному жгутику, расположенному на апикальном полюсе клетки и окружённому у основания цитоплазматическим воротничком. У большинства губок в хоаноцитах происходит ферментативное расщепление частичек пищи.

У стеклянных губок хоаноциты только захватывают пищу и передают её амёбоидным клеткам, но есть губки, у которых хоаноциты обеспечивают только движение (ток) воды, а пищеварительные функции осуществляются амёбоидными клетками (см. **Амёбоциты**). Синоним – *воротничковые клетки*.

\*Такие клетки найдены только у губок.

**Хоаны.** От греч. choane – *воронка, воронкообразное отверстие, внутренние ходы*. 1. Внутренние отверстия ноздрей у амфибий 2. Внутренние носовые ходы у позвоночных, включая человека (хоана – *внутренняя ноздря*).

**Хоббиты.** Исчезнувшие люди (Lost Humans)\*. В 1998 г. группа индонезийских и австралийских палеоантропологов сделала сенсационное открытие, обнаружив в пещере Лиань Буа (Лиан-буа, Лянг Буа)\*\*, расположенной на индонезийском острове Флорес (по-португальски, “Цветок”), останки ископаемого карликового гоминина (не более 1 м высотой), относящегося к роду *Homo*. Поэтому его назвали *Homo floresiensis*, а журналисты тут же окрестили *хоббитом* (памятуя новеллы Толкиена о приключениях хоббитов\*\*\*). По первоначальной версии этот новый вид гоминина жил всего 13–18 тыс. лет назад. Однако повторное датирование, проведённое в 2016 г., сдвинуло время исчезновения флоресского человека в историческую глубину до отметки в 50 тысяч лет (в то же время возраст различных найденных костных останков составляет от 95 до 12 тысяч лет!?). Подтверждением правдивости находки служат фольклорные предания, сохранившиеся и по сей день в деревнях Флореса, о кровожадном волосатом маленьком человечке по прозвищу “ибу-гого” – “бабушке, которая ест всё подряд”. Хотя размеры тела (исключая ступни) и головного мозга этого гоминина чрезвычайно малы (объём мозгового черепа у флоресского человека размером всего с крупный грейпфрут и составляет ~417 см<sup>3</sup>, т. е. даже меньше, чем у *Homo naledi*\*\*\*\*), но он умел изготавливать примитивные орудия труда и коллективно охотился на карликовых слонов *стегодонтов*\*\*\*\*\*. Эти факты у многих скептически настроенных учёных-антропологов породили сомнения в такой выдающейся продуктивности мозга флоресских карликов, поскольку такой малый объём мозга не был обнаружен ни у одного представителя гоминид, и даже у прогрессивных приматов, живших последние 3 миллиона лет. Поэтому, это существо то признавалось самостоятельным видом, то считалось современным человеком, но с серьёзной патологией развития – *микроцефалией*, т. е. с аномально недоразвитым мозгом. Недавно появились новые данные, касающиеся изучения не только черепа, но и запястья флоресского хоббита, которые приближают его к ранним гоминидам и шимпанзе, и отдаляют от современных людей и даже от неандертальцев (три косточки левого запястья: ладьевидная, трапецевидная и головчатая, не имеют признаков “продвинутой”, характерных для сапиенсов и неандертальцев, и больше похожи на шимпанзе, австралопитеков и хабилисов) (см. **Гоминиды**,

**Гоминины**). Увы, до сих пор не решена проблема происхождения хоббитов и мы не знаем, являются ли они отдельным видом людей. Предварительно хоббитов выводят от ранних неизвестных представителей человеческого рода, промежуточных между хабилисами и эректусами (*Homo habilis* и *Homo erectus*), поскольку считается, что именно на этом этапе эволюции (~1,7–1,8 млн. лет назад) предлюди впервые покинули африканский континент (первая “волна” миграции)\*\*\*\*\*. Но объём мозга у первых “путешественников” был 600–650 см<sup>3</sup>, а масса тела около 40 кг, что явно больше чем у хоббитов. Однако, в последнее время появились косвенные данные, указывающие на то, что в условиях *островной изоляции* размеры тела и особенно объём головного мозга могут очень быстро уменьшаться. Согласно правилу Джона Фостера (1964 г.) в условиях островной изоляции крупные животные становятся меньше, а мелкие, напротив, увеличиваются в размерах. Возможно, хоббиты не избежали этих ограничений, поскольку крупный головной мозг требовал слишком много энергии.

Последние исследования австралийских и индонезийских учёных показывают, что хоббиты появились на острове Флорес почти 700 тысяч лет назад, а миграция из Африки человека современного анатомического типа датируется сроком давности в 70–63 тысячи лет.

Открытие гена, кодирующего белок *перипентрин* и влияющего на развитие мозга и размеры тела у человека, породило версию, согласно которой на острове Флорес жили мутанты современных людей по этому гену, а не отдельный биологический вид (см. **Синдром Секкеля**).

\*Считается, что 24 вида людей исчезли в процессе эволюции гоминин и выжил только один – *Homo sapiens*.

\*\*Ископаемому виду было присвоено обозначение LB, образованное как аббревиатура от названия пещеры “Лиань Буа” (соответственно останки разных особей обозначаются цифрами, например, LB1 – первая особь, получившая прозвище Фло (женщина, около 25 лет), от которой сохранился наиболее полный скелет, была найдена на глубине 6 м; имела при жизни рост 106 см и весила около 30 кг).

Следует отметить, что интеллектуальная продуктивность человеческого мозга напрямую не зависит от его массы. Например, пишут, что мозг у французского писателя и интеллектуала Анатоля Франса соответствовал объёму мозга *Homo erectus*, т. е. был почти на треть меньше, чем у среднего человека. Небольшим был мозг и у выдающегося французского математика Эвариста Галуа (см. **Мозг головной**).

Одновременное существование нескольких видов рода *Homo* подтверждает представления о том, что в природе эволюции человека нет выраженной “стадийности”, как нам хотелось бы для лёгкости понимания эволюционной истории человечества, также как и истории человеческой культуры. В качестве примера можно привести эпоху Ренессанса, или Возрождения, которую историки-культурологи выдумали и населили яркими и запоминающимися персонажами (см. **Эволюция**).

\*\*\*Удивляет совпадение больших размеров стопы у LB1 по отношению к размеру тела, подобно тому, как у героев Толкиена и у шимпанзе, и этим, а также большей длиной пальцев стопа отличается от *Homo sapiens*, но по другим признакам она напоминает человеческую стопу, поскольку большой палец прилегает к остальным, а верхняя часть свода укреплена.

\*\*\*\*Для сравнения, объём черепа у австралопитеков составляет 457–545 см<sup>3</sup>.

\*\*\*\*\*Стегодонты относятся к хоботным животным; взрослые особи достигали массы 800–1000 кг. Название произведено от греч. *stega* – крыша и *odontos* – зуб.

\*\*\*\*\*В 2016 г. на территории Вьетнама российскими учёными под руководством академика А. Деревянко были обнаружены стоянки, каменные орудия и мастерские по изготовлению орудий древнейших людей-еректусов (*Homo erectus*), возрастом 1,8 млн. лет, которые на 400 тысяч лет древнее европейских находок подобных артефактов. Думается, что “прямоходящих” (эректусов) следует считать первыми переселенцами из Африки, и, возможно, хоббиты их прямые потомки.

**Ходжкина болезнь.** Эпоним, данный в честь лондонского патолога Томаса Ходжкина (1798–1866), описавшего впервые болезнь, характеризующуюся “некоторыми патологическими изменениями структуры”, и который мало что говорит о самом заболевании. Поэтому в настоящее время заболевание называется *лимфогранулематоз*, из которого видно, что заболевание поражает лимфатическую систему.

**Холангиоцеллюлярный рак.** От греч. *chole* – желчь, *angeion* – сосуд и *cella* – клетка. Рак печени, возникающий из клеток желчных протоков (см. **Гепатоцеллюлярный рак**). Одна из немногих форма рака, при которой не обнаружена связь с курением.

**Холангит.** От греч. *chole* – желчь, *angeion* – сосуд и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление желчных протоков.

**Холекальциферол.** От греч. *chole* – желчь, *phero* – несу и лат. *oleum* – масло. Витамин D<sub>3</sub> или, как его называют образно, “солнечный витамин”. Образуется под действием УФ-света в кератиноцитах кожи из 7-дегидрохолестерола (7-дегидрохолестерина) (см. **Кальциферол**, **Эргокальциферол**). Синоним – *кальциол*.

**Холемиа.** От греч. *chole* – желчь, *haima* – кровь. Повышенное содержание желчных кислот в крови, например, при *холестазае*.

**Холестерин.** От греч. *chole* – желчь, *steros* – твёрдый. Органическое соединений из группы стеринов, обладающее планарной (плоскостной) структурой, дающее реакции, характерные для спиртов. В организме человека холестерин в основном синтезируется в печени и в кишечнике (более 90 % всего холестерина). В клетках холестерин выполняет структурную функцию и локализуется в мембранах (в основном во внутриклеточных мембранах\*), а также является предшественником пяти важных *стероидных* гормонов, различающихся по своему действию –

альдостерона, кортизола, прогестерона, тестостерона и эстрадиола. На основе холестерина синтезируются также желчные кислоты и витамин D. В комплексе с белками (липопротеидные комплексы) холестерин присутствует в крови. Холестерин, не использованный на образование гормонов, миелина или цитоплазматических мембран может присутствовать в клетках в виде депо свободного холестерина, а в условиях патологии откладывается также в виде гранул, или липоидных включений, загромождая клетки. Такому избыточному накоплению холестерина наиболее подвержены клетки сосудистых стенок артерий, что, в конечном счёте, приводит к атеросклерозу. Роль холестерина в патологии по существу определяется его метаболической стойкостью и тенденцией к накоплению (см. **Стерины, Холестеринемия, Атеросклероз**). Синоним – *холестерол*.

\*Именно поэтому холестерин отсутствует в клетках эубактерий и цианобактерий, у которых нет внутриклеточных мембран.

**Холецистокинин.** От греч. *chole* – *желчь*, *kystis* – *пузырь* и *кунема* – *движение*. Гуморальный регулятор (пептидный гормон), образующийся в слизистой оболочке двенадцатипёрстной кишки под действием соляной кислоты, жирных кислот и некоторых пищевых веществ, вызывающий сокращение и опорожнение желчного пузыря в разгар пищеварения. Стимулирует секрецию амилазы поджелудочной железой и уменьшает у животных потребность в пище (наряду с другими пептидами, относится к регуляторам чувства насыщения). Противоположным эффектом обладает *гастрин* (см. **Гастрин**). Интересно отметить, что холецистокинин-4 называют также “пептидом страха”.

**Холин.** От греч. *chole* – *желчь*. Аминоспирт, содержащий три метильные группы (в результате атом азота в молекуле холина заряжен положительно). Представляет собой липотропный фактор, входящий в состав ацетилхолина, лецитина (фосфатидилхолина), фактора активации тромбоцитов и других физиологически активных соединений. С дефицитом холина связаны нарушения синтеза фосфолипидов из жиров и накопление нейтральных жиров в печени (жировая инфильтрация печени при гепатозах, гепатитах и циррозах) (см. **Метионин**).

**Холинолитики.** От греч. *chole* – *желчь* и *lysis* – *растворение*. Вещества, прерывающие или тормозящие медиаторную функцию ацетилхолина. К таким веществам относится, например, алкалоид атропин (см. **Атропин**).

**Холинэстераза.** От греч. *chole* – *желчь*, *aither* – *эфир* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Класс ферментов, катализирующих гидролиз ацетилхолина и некоторых других соединений. Синоним – *ацетилхолинэстераза*.

Для уничтожения насекомых используется инсектицид *тиофос* (*паратион*) – необратимый ингибитор холинэстеразы.

**Холестеринемия.** От *холестерин* и греч. *haima* – *кровь*. Повышенное содержание в крови липопротеидов низкой плотности (ЛПН) (“плохого холестерина”), приводящее к образованию атеросклеротических бляшек.

**Холецистит.** От гр. *chole* – *желчь*, *kystis* – *пузырь* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление желчного пузыря.

**Холобазидия.** От греч. *holos* – *целый, весь* и *basidion* – *небольшое основание, фундамент*. Органы полового спороношения у базидиальных грибов, имеющие булавовидную форму и одноклеточное строение (одна булавовидная клетка) (см. **Базидии**).

**Хологамия.** От греч. *cholos* – *целый, весь* и *gamos* – *брак*. Половое размножение, при котором сливаются две обычные вегетативные клетки. Такой процесс характерен для некоторых колониальных жгутиков.

**Холофермент.** От греч. *holos* – *целый, весь*. Полная форма фермента (активная форма).

**Хоминг (хоуминг)\*.** От англ. *homing* – *чувство дома, возвращение домой* (в клеточной биологии также, *оседание*). Термин, используется в различных областях биологии. 1. В клеточной биологии – способность клеток, принадлежащих одной ткани, “узнавать” друг друга и оседать в нужном окружении (другими словами, *избирательность места*), что является свойством их клеточной поверхности. Процесс хоуминга включает три последовательных этапа: а). Перемещение клеток по кровяному руслу. б). Трансмиграция (диапедез) через стенки капилляров. с). Удержание клеток в ткани при участии специфических рецепторов хоуминга (так называемый, “*lodging*”, обеспечивающий способность клеток интегрироваться в эти ткани). В экспериментах *in vitro* клетки группируются в соответствии с принципом хоуминга. Показано, что феномен узнавания нарушается после обработки лимфоцитов трипсином, а у слизистых грибов останавливается процесс агрегации при воздействии специфической антисыворотки. 2. В иммунологии – явление, связанное со способностью лимфоидных клеток возвращаться в лимфоидные органы (мигрировать в ткани, из которых они произошли). Обеспечивается *селектинами* и другими молекулами адгезии, экспрессирующимися на поверхности клеток активированного эндотелия в сосудистой системе лимфоидных органов. 3. Явление, при котором опухолевые клетки, взятые у одного животного, при введении в организм другого животного, принадлежащего к той же генетической линии, “заселяют” именно тот орган, из которого они были получены.

4. В зоологии *хоминг* – это способность птиц, животных и рыб находить дорогу к дому (“инстинкт дома”, “инстинкт *хоминга*”). Считается, что инстинкт хоуминга связан с механизмами навигации, ориентации и импринтинга неповторимых местных запахов (например, у проходных рыб).

\*Термин принадлежит немецкому цитологу Вейсу (Weiss P., 1947).

**Хондриом.** От греч. *chondros* – *зёрнышко, песчинка* и *om (on)* – *совокупность*. Совокупность всех митохондрий одной клетки.

В зависимости от типа клеток такая совокупность может быть различной. Так в лимфоцитах хондриом состоит всего из нескольких митохондрий, а в клетках миокарда, напротив, очень большое число митохондрий. В недифференцированных клетках митохондрии “разбросаны” равномерно по всей цитоплазме. В других случаях митохондрии сосредоточены локальными группами, например, в светочувствительных клетках сетчатки глаза. В некоторых клетках хондриом представлен гигантской разветвлённой митохондрией. Например, в скелетных мышцах митохондрии представлены *митохондриальным ретикулумом*, который в трёхмерном пространстве формирует своеобразную паукообразную структуру, отростки которой простираются на большие расстояния, ветвясь и окружая каждую миофибриллу в мышечном волокне (см. **Митохондриальный ретикулум**).

**Хондриосомы.** От греч. chondros – *зёрнышко* и soma – *тело*. Буквально, гранулы. Устаревший синоним митохондрий.

**Хондрификация.** От англ. chondrificatio < греч. chondros – *хрящ* (*зёрнышко*), лат. facio – *делаю* и -ia – *условия*. Процесс образования хряща. Синоним – *хондрогенез*.

**Хондробласты.** От греч. chondros – *хрящ* (а также *зёрнышко*, *песчинка*) и blaste (blastos) – *росток*. Клетки, предшественники хондроцитов.

**Хондрогенез.** От греч. chondros – *хрящ* и genesis – *образование, происхождение*. Процесс образования хряща. Синоним – *хондрификация*.

**Хондродисплазия.** От греч. chondros – *хрящ*, dys – *расстройство* и plasia – *рыхлый, взрыхлённый*. Системное врождённое заболевание скелета с нарушением развития костей *хрящевого генеза* (позвоночник, трубчатые кости, кости основания черепа). Синонимы – *хондродистрофия, микромелия*.

**Хондродистрофия.** От греч. chondros – *хрящ*, dys – *расстройство* и trope – *питание*. Одна из форм врождённой аномалии скелета у человека, обусловленная нарушением образования кости (нарушение *остеогенеза*) и наследуемая как аутосомно-доминантный признак (см. **Ахондроплазия (АСН)**).

**Хондроидный.** От греч. chondros – *хрящ* и eidos – *сходство, вид* (внешний). Хрящеподобный, хрящевидный..

**Хондроитин.** От греч. chondros – *хрящ*. Мукополисахарид – гликозаминогликан. Препарат в виде хондроитинсульфата натрия получают из хрящевой ткани трахей крупного рогатого скота. Используется в клинической практике как хондропротектор, регулирующий обмен веществ и стимулирующий регенерацию в хрящевой ткани (против болей и воспалительных процессов в костях и суставах).

**Хондроитинсерная кислота.** От греч. chondros – *хрящ*. Кислый мукополисахарид, склеивающий (цементирующий) клетки в тканях. Входит в состав межклеточного вещества – экстрацеллюлярного матрикса.

В значительных количествах кислые мукополисахариды (в виде солей) содержатся в соединительной ткани (хрящах, связках, суставах и костях).

**Хондрокласты.** От греч. chondros – *хрящ* и klassis (klastos) – *разломанный на куски* (klaō – *ломаю, разбиваю*). Клетки, разрушающие хрящевую ткань.

**Хондрома.** От греч. chondros – *хрящ* и oma – *вздутие, опухоль*. Опухоль, возникающая из хрящевой ткани.

**Хондросаркома.** От греч. chondros – *хрящ*, sarcos – *мясо* и oma – *вздутие, опухоль*. Злокачественная опухоль соединительной ткани, затрагивающая хрящевую ткань.

**Хондроциты.** От греч. chondros – *хрящ* и kytos – *клетка*. Клетки хряща (гиалинового, фиброзного и эластического).

**Хордеин.** От лат. hordeum – *ячмень* и греч. protein – *белок*. Белок эндосперма ячменя, сходный с *глутеном* пшеницы и плохо растворимый в воде (см. **Глутен**).

**Хорда.** От лат. chorda < греч. chorde – *струна*. Продольный спинной скелетный тяж (первичная скелетная ось) у хордовых животных, покрытый снаружи соединительнотканной эластичной оболочкой. Хорда присутствует на личиночной стадии у оболочников (*Tunicata*, или *Urochorda*), исключая планктонных аппендикулярий (*Appendicularia*), у которых хорда сохраняется в хвостовом отделе и у взрослых форм. У позвоночных животных хорда присутствует только в период зародышевого развития, а затем замещается позвоночником. Хорда сохраняется во взрослом состоянии только у круглоротых (миксины и миноги) и некоторых хрящевых рыб (*Chondrichthyes*) (см. **Пикайя, Хордин, Хордовые животные (Chordata)**).

**Хордин (Chordin).** От лат. chorda < греч. chordē – *струна*. Название гена, управляющего у хордовых организмов развитием дорзальной (спинной) части тела. Соответствует “*короткому гастрюлярному гену*” дрозофилы, “подсказывающему” клеткам, что надо развиваться в органы брюшной части тела. Вспомните, что центральный нервный ствол у хордовых располагается на спинной стороне тела, а у артропод (членистоногих) – на брюшной. Так что инверсия дорзо-вентральной оси имеет генетическую основу и общность происхождения.

**Хордовые животные (Chordata).** От лат. chorda < греч. chorde – *струна*. Тип животных, для которых характерно наличие хорды – несегментированного первичного скелетного хрящевого образования, возникающего в процессе эмбриогенеза. У низших хордовых (бесчелюстные мешкожаберные, или круглоротые, *Cyclostomata*) хорда функционирует всю жизнь. У высших – позвоночных животных на месте хорды позже формируется позвоночник (частично или полностью замещая хорду). К типу хордовых относятся оболочники (*Tunicata*), бесчерепные (головохордые – типичный представитель ланцетник – *Branchiostoma*, или *Amphioxus*) и позвоночные (*Vertebrata*) (см. **Хорда**).

**Хорея.** От греч. choreia – *пляска* (choros – *танец*). Название ряда неврологических заболеваний (заболеваний ЦНС), сопровождающихся гиперкинезом – произвольными, нерегулируемыми движениями, подергиваниями в различных группах мышц и, прежде всего, мышц конечностей (судорожными подергиваниями конечностей – виттова пляска). Во сне проходит.

**Хорея Хантингтона (болезнь Хантингтона\*).** Смертельное наследственное нейродегенеративное заболевание\*\* со 100 % генетической обусловленностью и доминантным характером проявления в некоторых семьях, при котором поражаются нейроны базальных ганглиев, прежде всего, нейроны полосатого тела (*corpus striatum*), расположенного в глубине каждого полушария (поражаются также и нейроны коры). Гибель этих нейронов, ответственных за координацию движений, приводит к дрожанию конечностей (отсюда, возникло название заболевания – *хорея*), а затем к параличу и психической деградации. Возникновение болезни обусловлено нестабильностью по длине повторов, построенных на основе триплета CAG (кодон CAG кодирует аминокислоту глутамин). Ген с нестабильным по длине мотивом, повторяющихся триплетов CAG, получил название гена *Вольфа-Хиршхорна* (ген huntingtin\*\*\*), и, если он полностью отсутствует в геноме индивида, то развивается синдром Вольфа-Хиршхорна – редкое и очень тяжёлое заболевание, приводящее к гибели в раннем возрасте. А вот возрастание в этом гене числа повторов триплета (CAG)<sub>n</sub>, где **n** больше 39 (35?) приводит к развитию болезни Хантингтона. Показано, что чем больше в гене повторов CAG, тем раньше разовьётся болезнь. Например, если 40 повторов, то болезнь полностью разрушит человека к 60 годам, если 42 повтора, то к 40, а если около 50 повторов, то человек сойдёт с ума и разрушится физически в возрасте до 30 лет. Белок, кодируемый геном, получил название *хантингтин* (гентингтин) (см. **Хантингтин**). Поскольку триплет CAG кодирует глутамин, отсюда следует, что чем длиннее в хантингтине цепочка из глутамина, тем быстрее развивается болезнь. Считается, что избыточность глутамина приводит к *преципитации* белка (образованию белковых сгустков-кластеров), их накоплению в клетке последующей её гибели через незапланированный апоптоз\*\*\*\* (см **Динамические мутации, Атаксия церебральная, Экспансия тринуклеотидных повторов, Хорея**).

Обычно для изучения этого недуга используют макака, подверженных этому заболеванию, но в 2006 г. была получена линия овец – носителей болезни Хантингтона, у которых присутствуют лишние повторы CAG внутри гена *IT15*, ответственного за развитие болезни. На животных испытывают новый тип лекарства – вирус, подавляющий мутацию в *IT15* гене.

**\*Заболевание с ужасающей предопределённостью!** Болезнь, которая даёт возможность её предвидеть, но отнимает возможность что-либо изменить. Впервые заболевание было описано в 1872 г.

американским врачом Джоржем Хантингтоном (George Sumner Huntington, 1850–1916). В литературе часто встречается написание: хорея *Гентингтона*.

**\*\*Болезнь Хантингтона** – это первый пример доминантной генетической патологии, описанной у человека. Если мутантный аллель унаследован от отца, то болезнь развивается быстрее, с более выраженными клиническими расстройствами, а если от матери – то болезнь развивается в среднем возрасте и в менее тяжелой форме. Это явление связано с *геномным импринтингом* (постоянно протекающий сперматогенез у мужчин увеличивает число САG-повторов в сперматозоидах) (см. **Экспансия тринуклеотидных повторов, Геномный импринтинг, Импринтинг генов (половой)**).

**\*\*\*Ген** находится в хромосоме 4 (4p16.3.), содержит 67 экзонов и кодирует большой белок, состоящий из 3114 аминокислотных остатков. С гена считываются два транскрипта; один размером 13,7 тыс. н. экспрессируется в клетках мозга (как эмбриона, так и взрослого организма), а другой, размером 10,3 тыс. н. в некоторых других клетках. Хантингтин в норме является цитоплазматическим белком, а его мутантная форма накапливается в ядре чувствительных нейронов, приводя их к гибели.

**\*\*\*\***На самом деле еще неясно, способствует или препятствует гибели клеток отложение мутантного белка, поскольку вполне возможно, что отложения хантингтина могут быть частью механизма защиты нейронов.

**Хориоаденома.** От греч. chorion – *укрепление*, aden – *железа* и oma – *вздутие, опухоль, новообразование*. Образование, возникающее при псевдобеременности, характеризующейся только развитием увеличенной и наполненной пузырями с жидкостью плаценты (см. **Пузырный занос**). Отклонение потенциально опасно для женщины образованием инвазивной опухоли. Синоним – *доброкачественная гестационная трофобластическая болезнь*.

**Хорион.** От греч. chorion – *укрепление* (в данном случае *оболочка*). Наружная зародышевая оболочка (мембрана, покрывающая плод). Развивается из трофобласта и внеэмбриональной мезенхимы. У плацентарных животных хорион формирует плаценту (при родах называемую *последом*); при этом ворсинки хориона, входящие в состав плаценты, располагаются в стенке эндометрия таким образом, что обильно опутываются капиллярами и омываются материнской кровью. Синоним – *ворсинчатая оболочка* (см. **Плацента, Синцитиальный трофобласт**).

**Хорионические ворсинки.** От греч. chorion – *оболочка*. Ветвящиеся структуры плаценты (плавающие ворсинки), вдающиеся в слизистую оболочку матки и формирующиеся из трофобластов плода. Обеспечивают дыхание плода, а также интенсивный обмен веществ между плодом и маткой. Поверхность ворсинок образуют *синцитиотрофобласты*, под которыми находится слой неслившихся клеток – *цитотрофобластов*.

Внутри ворсинок проходят кровеносные сосуды (капилляры) плода. Некоторые цитотрофобласты *прорывают* слой синцитиотрофобластов и, проходя через них, инвазируют материнские сосуды (спиральные артерии и вены), замещая в них собственные эндотелиальные клетки. Это процесс называется *ремоделированием маточных сосудов*. Интересно отметить, что ремоделирование протекает с участием материнских клеток Т-киллеров, по-видимому, “убирающих” клетки эндотелия. По мере роста плаценты размер и строение хорионических ворсинок изменяются, в результате чего они покрываются боковыми ответвлениями длиной ~0,1 мкм, резко увеличивающими их площадь поверхности (см. **Инвазия, Плацента, Синцитиальный трофобласт, Трофобласт**).

**Хориоценоз.** От греч. chorion – *оболочка* и koinos – *общий*. Сообщество организмов, занимающее *биохорион* (см. **Биохорион, Биоценоз**).

**Хористии.** От греч. choristos – *отделимый, отделяющийся* (англ. separable). Пороки внутриутробного развития, возникающие в результате отщепления и расположения клеток той или иной ткани в другом месте, несвойственном для нормального состояния. Другими словами, участок ткани с нормальной гистологической структурой, встречающийся не на своём обычном месте в организме (эктопический участок ткани). Хористии могут образовывать хористомы (см. **Хористома**).

**Хористома.** От греч. choristos – *отделимый, отделяющийся* и oma – *вздутие, опухоль*. Опухолоподобное образование, возникающее на месте *хористии* – порока внутриутробного развития, характеризующегося эктопическим расположением клеток той или иной ткани. Другими словами, опухоль, образующаяся в очаге аномального расположения ткани (см. **Хористии**).

**Хорогамия.** От греч. choros – *место* и gamos – *брак*. Слияние освобождённых из материнского растения *изогамных, анизогамных* или *оогамных* гамет (см. **Ангиогамия**).

**Хорология\***. От греч. choros – *место, обычное время* и logos – *слово*. Раздел биогеографии и биологии, изучающий причины распространения отдельных систематических групп организмов (размещения организмов в пространстве).

\*Термин предложен немецким биологом Эрнестом Геккелем (см. **Экология**).

**Хоротелия\* (горотелия).** От греч. choros – *место, обычное время* и telos – *результат, завершение, осуществление*. Средний темп эволюционного процесса, характерный для многих групп организмов (см. **Брадителия, Тахителия**).

\*Термин ввёл Дж. Симпсон (G. F. Simpson, 1944).

**Хроматиды.** От греч. chroma – *цвет* и греч. eidos – *сходство, вид*. Гомологичные нити ДНК, составляющие метафазную хромосому до их расхождения в анафазе митотического цикла.

**Хроматин\***. От греч. *chroma* – *цвет*. Термин используется для обозначения основного компонента интерфазных ядер (другими словами, ядерного материала) эукариотических клеток. Хроматин представляет собой лабильные фибриллярные комплексы ядерной ДНК с гистонами и негистоновыми белками, называемыми *дезоксинуклеопротеиды* (ДНП), которые постоянно перестраиваются, обеспечивая эпигенетический уровень регуляции активности генов, и через этот процесс внешняя среда влияет на работу генов. Хроматин участвует в ряде важнейших биологических процессов: 1. Репликации ДНК. 2. Транскрипции ДНК и узнавании специфических последовательностей ДНК. 3. Образовании поддерживающего (опорного) комплекса для ДНК. С цитологической точки зрения хроматин – это зоны плотных нуклеопротеидных волокон в ядрах клеток, выявляемые при микрокопировании после фиксации и окраски клеток основными красителями. Это так называемые элементарные хроматиновые или хромосомные нити, толщина которых в зависимости от упаковки колеблется от 7–10 до 30 нм. Хроматин может находиться в двух альтернативных состояниях: 1. Хроматин деконденсированный (разрыхлённый) или *релаксированный\*\**. Это хроматин интерфазного ядра молодых пролиферирующих клеток 2. Стабилизированный хроматин, характерный для покоящихся и стареющих клеток, а также максимально конденсированный хроматин митотических хромосом. Хроматин может равномерно заполнять объём ядра (диффузный хроматин) или располагаться отдельными локальными участками – *хромоцентрами* (см. **Хромоцентры**). Степень деконденсации хроматина также может быть различной, что отражается терминами *эухроматин* и *гетерохроматин* (см. **Гетерохроматин**, **Эухроматин**). Следует подчеркнуть, что именно состояние хроматина в ядре определяет, как и какие гены в клетке будут работать. Изучение распределения доступных для транскрипции сайтов в геноме эlegantной нематоды показало, что хроматин характеризуется присутствием “гибкости” (flexibility) и “скованности” (constraint) нуклеосомного ландшафта (landscape) (Johnson S.M. et al, Genome Res. 16, 2006 ). Выделяют следующие уровни компактизации хроматина: 1. Нуклеосомный, 2. Нуклеомерный (соленоидный), 3. Хромомерный (уровень петлевых доменов) и 4. Хромонемный. Синоним – *нуклеогистон*.

\*Впервые был выявлен в 1880 г. Вальтером Флеммингом при фиксации и окрашивании ядер растительных клеток основными (щелочными) красителями. Ему же принадлежит и термин *хроматин* (см. **Митоз**).

\*\*От лат. *relaxatio* – *расслабление, уменьшение напряжения* (иначе, *диффузный хроматин*).

**Хроматолиз**. От греч. *chroma* – *цвет* и *lysis* – *растворение*. Ферментативное разрушение хроматина.

**Хроматофоры**. От греч. *chroma* – *цвет* и *phoros* – *несущий* (*phoresis* – *переносу*). 1. Клетки, содержащие тёмно-коричневый пигмент меланин.

Например, у кальмара *хроматофоры* могут растягиваться или сжиматься, изменяясь в диаметре в несколько десятков раз за доли секунды, что позволяет моллюску маскироваться под окружающую обстановку.

2. Органоиды низших растений, в которых содержится хлорофилл.

3. Пластиды у хризомонады хромулины (*Chromulina*), образующие на концах пигментные пузырьки, содержащие жёлто-коричневый пигмент. Такая пластида содержит сформированные тилакоиды и обладает фотосинтетической активностью.

4. Впячивания плазматической мембраны у некоторых фотосинтезирующих бактерий (например, *Rhodopseudomonas capsulata*), в которых концентрируются фотосинтетические пигменты.

**Хромаффинные клетки.** От греч. *chroma* – *цвет* и лат. *affinis* – *близкий, соседний*. Клетки, вырабатывающие катехоламины (адреналин). Рассеяны по всей автономной нервной системе, а также образуют мозговое вещество надпочечников. Происходят из клеток нервного гребня, мигрирующих в область мозгового вещества и хромаффинную систему.

**Хромаффиновая ткань\***. От греч. *chroma* – *цвет* и *affinis* – *близкий, соседний, родственный*. Ткань, аналогичная (эмбриогенетически родственная) мозговому слою надпочечников, клетки которой вырабатывают *катехоламины* (симпатин – адреналин). Относится к симпатико-адреналовой системе. Образована хромаффинными клетками\*\*, встречающимися не только в мозговом слое надпочечников, но и в экстранадпочечниковой ткани, локализованной в симпатических ганглиях малого таза, в толще отдельных ганглиев симпатической нервной цепочки и хромаффинных тельцах аорты и бифуркации сонных артерий.

\*Филогенетически впервые встречается в нервных узлах кольчатых червей.

\*\*Клетки окрашиваются двуххромовокислым калием (бихроматом калия) в жёлто-коричневый цвет, что и послужило поводом к названию.

**Хромаффинные тельца.** От греч. *chroma* – *цвет* и *affinis* – *близкий*. Иначе, параганглии. Содержат хромаффинные клетки, вырабатывающие катехоламины (адреналин и норадреналин).

**Хромогенный.** От греч. *chroma* – *цвет* и *gennan* – *порождать*. Пигментообразующий. Например, хромогенная клетка (хромоцит).

**Хромокинезины.** От греч. *chroma* – *цвет* и *kinesis* – *движение* (англ. a motion) Моторные белки, связывающие хромосомы с плюс-концом микротрубочек и передвигающие их в направлении минус-конца в митозе.

**Хромомеры.** От греч. *chroma* – *цвет* и *meros* – *часть*. В классической цитологии – дифференциально окрашивающиеся структуры хромосом, видимые в световой микроскоп. Другими словами, составные части хромосом, видимые при определённых условиях, особенно на ранних стадиях мейоза. В клеточной биологии – структуры хроматина диаметром 100-200 нм (0,1–0,2 мкм), возникающие на третьем уровне компактизации ДНК и приводящие к 600-700 кратному её уплотнению. Иногда выглядят как чётковидные образования,

создающие видимую структуру хромосом. При экстракции гистонов образуют розетковидные петлистые структуры, где отдельные петли отходят от центрального плотного участка. Количество петель в розетке может составлять 15–80, а общая величина ДНК до 200 тысяч пар оснований. Отсюда хромомеры определяют как петлевые розеткоподобные доменные структуры, возникающие при участии негистоновых белков.

**Хромономы.** От греч. *chroma* – *цвет* и *nema* – *пряжа, двойная нить*. Нитевидные структуры, диаметром 100–200 нм (0,1–0,2 мкм), состоящие из ДНК и ассоциированных с ней белков, лежащие в основе хромосом. Наблюдаются на разных стадиях конденсации хромосом в профазе митоза и деконденсации в телофазе. Представляют собой третий уровень укладки ДНК в хроматине – *доменно-петлевой* или *хромомерный*, приводящий к 600-кратной компактизации (см. **Хромомеры**).

**Хромопласты.** От греч. *chroma* – *цвет* и *plastos* – *оформленный, вылепленный*. Видоизменённые красно-жёлтые хлоропласты, в которых отсутствует внутренняя мембранная система и хлорофилл. Относят к дегенеративным, сенильным формам пластид. Цвет обусловлен *каротиноидами* (пигментами красного, оранжевого и жёлтого цвета), растворёнными в каплях жира, называемых *пластоглобулами* (см. **Каротиноиды**).

**Хромопротеиды\***. От греч. *chroma* – *цвет* и *протеиды*. Соединения пигментов со специфическими белками.

\*Термин “хромопротеиды” носит условный характер, так как с белками могут соединяться и окрашенные липиды, например, ретинен, соединённый с опсином (образуют зрительный пигмент – *родопсин*).

**Хромосомная инженерия.** Область геномики, разрабатывающая методические подходы (технические приёмы), направленные на построение фактически новых геномов. Например, в настоящее время отработана методика получения и введения в клетки *минихромосом*.

**Хромосомная карта.** Схема (порядок) расположения генов на хромосоме. Отражает частоту кроссинговера между генами. Чем дальше расположены гены на хромосоме друг от друга, тем выше вероятность кроссинговера между ними, и, наоборот, для близко расположенных генов вероятность обмена участками (разрыва хромосомы) между ними меньше. Другими словами, вероятность прохождения кроссинговера пропорциональна расстоянию между генами. При этом расстояние между генами выражается в *морганидах* (см. **Морганида**).

“Ни один дурак под микроскопом не будет искать хромосомную карту”. Ренато Базерга (итал. цитолог).

**Хромосомная территория (chromosome territory).** Пространство в интерфазном ядре, которое занимает каждая отдельная хромосома. Крупные хромосомы с большей вероятностью занимают периферию ядра, а мелкие расположены ближе к центру. Кроме того, обычно на периферии ядра располагаются гетерохроматиновые АТ-богатые районы хромосом,

обеднённые генами. Синонимы – *хромосомный домен, хромосомный регион*.

**Хромосомный домен (регион).** Область ядра с преимущественной локализацией хроматина, принадлежащего отдельной хромосоме. Хромосомные домены отделены друг от друга участками (областями) ядра, не содержащими хроматин, и называемыми *межхромосомные домены*. Эти области ядра содержат гетерогенную ядерную (гя) 3'-поли(А)РНК, находящуюся на последней стадии процессинга, и диффундирующую к ядерным порам (ЯПК). Вообще, РНК находится во всех частях ядра, не заполненных хроматином.

**Хромосомы.** От греч. *chroma* – *цвет* и *soma* – *тело*. Окрашивающиеся тела\*. Структурные элементы клетки, совокупность которых определяет основные наследственные признаки организма. Хромосомы – это дискретные единицы генома, обычно палочковидной формы, построенные по единому плану, но, кажется, имеющие свой характер, определяемый локализованными в них генами. Выражаясь антропоморфно, можно сказать, что хромосомы заботятся о своей сохранности (целостности), своём воспроизводстве и в норме всегда оказываются в нужное время в нужном месте, каким и является дочерняя клетка. Хромосомы представляют собой различные группы сцепления генов, имеют разную длину, постоянную толщину и постоянное число, характерное для определённого вида организмов\*\*. Хромосомы являются нуклеопротеидными комплексами, каждый из которых содержит одну единственную! молекулу ДНК, образующую суперспирализованную структуру с гистоновыми и негистоновыми белками. При этом полярность молекулы ДНК, которая состоит из двух дезоксирибозо-фосфатных цепей полинуклеотидов противоположной направленности (обусловленной антипараллельностью фосфодиэфирных связей), определяет и полярность хромосом, а также полярность генов (однонаправленность их транскрипции). По современным воззрениям хромосомы представляют собой компактные структуры с иерархической системой спирализованных нитчатых складок *без узлов*, получившие название “*crumpled globule*” (складчатой глобулы) или “*fractal globule*” (рекурсивной глобулы). В результате митотические хромосомы – это максимально конденсированное состояние хроматина, из которого он легко переходит в релаксированное состояние (может легко “распутываться”) при необходимости.

Хромосомы включают в себя три основных компонента: *тело* (плечо), *центромеру* (первичную перетяжку) и *теломерный* (конечный) участок. Форма хромосом зависит от расположения *центромеры*. Различают *метацентрические, субметацентрические, телоцентрические* и *acroцентрические* хромосомы (см. **Центромера (центромер)**). Длинное плечо хромосомы обозначают буквой *q*, а короткое – *p*. Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку*, которую называют ещё *ядрышковым организатором*, который обычно располагается вблизи

дистального конца хромосомы и отделяет участок хромосомы, называемый *спутником*. Хромосомы в соматических клетках представлены парным гомологичным набором\*\*\*; половина хромосом унаследована от материнской особи, а другая – от отцовской особи родителей. Хромосомы нумеруют в порядке уменьшения их размера (у человека от самой большой 1-ой, до вроде бы самой маленькой 22-ой\*\*\*\*), при этом половые хромосомы не нумеруются, а обозначаются как X- и Y-хромосомы (у млекопитающих самки имеют две X-хромосомы, а самцы – одну X- и одну Y-хромосому). Мужская Y-хромосома сильно гетерохроматизирована и содержит мало генов (некоторые из них и предопределяют развитие организма мужского пола). Каждая хромосома представляет собой отдельную группу сцепления генов, которую может нарушать процесс кроссинговера. Поскольку хромосомы линейны, каждый ген в них занимает определённое место (локус, участок). У разных особей в популяции одни и те же локусы могут быть заняты альтернативными формами генов, которые называются *аллелями* (см. **Кроссинговер, Аллели**). Гены неравномерно распределены по хромосомам. В каждой хромосоме есть богатые и бедные генами участки (см. **“Генная пустыня”**). Биологические виды характеризуются определёнными наборами хромосом, различающимися их числом и морфологией, а также расположением *бэндов* (полос поперёк хромосомы, видимых в микроскоп при специальных способах окраски) (см. **Кариотип**). Наиболее крупные хромосомы обнаружены в ооцитах некоторых хвостатых амфибий, находящихся на стадии диплономы первого деления мейоза (см. **Хромосомы типа “ламповых щёток”**). Структура хромосом постоянно изменяется. Они могут ломаться и ремонтироваться. Некоторые участки в них могут переворачиваться на 180° (инверсии). Хромосомы могут обмениваться фрагментами ДНК, удалять или добавлять копии генов или повторяющихся участков. Все эти процессы называются *перестройками хромосом*; причём события, приводящие к перестройкам, далеко не случайны и за них отвечают определённые последовательности, такие как мобильные генетические элементы, или “прыгающие гены” (транспозоны) (Н. А. Wichman et al. Transposable elements and the evolution of genome organisation in mammals. *Genetica*, 1992, v. 86, p. 287–293). Интересно отметить, что у эукариот митотические или мейотические хромосомы имеют определённую минимальную критическую массу, в поддержании которой, по мнению А. П. Акифьева (1993), принимает участие “избыточная ДНК”.

\*Хромосомы впервые были описаны в серии исследований митоза у растений (1875–1879 гг.) немецким ботаником Эдуардом Страсбургером, а у животных (1879–1882гг.) – Вальтером (англ. Уолтером) Флеммингом как структурные элементы ядра, появляющиеся в ходе митоза, и выявляющиеся микроскопически при окрашивании тканей основными (анилиновыми) красителями, откуда и возникло слово “хромосома”. Определённый вклад в изучение хромосом растений был также сделан

немецким ботаником-самоучкой, книготорговцем из Лейпцига (впоследствии (с 1863 г.) профессором Гейдельбергского университета) Вильгельмом Фридрихом Гофмейстером (Hofmeister, 1824–1877). Ещё в середине XIX в., исследуя препараты традесканции, он обнаружил, что перед тем, как ядро клетки разделится на две части, сначала оно распадается на более мелкие частицы нитевидной формы, которые хорошо окрашиваются кармином, а также анилиновыми красителями. В литературе есть разночтения по вопросу, кому принадлежит термин “хромосома”. Одни пишут, что он принадлежит Гофмейстеру, а другие – немецкому анатому и гистологу Вильгельму Вальдейеру (W. Waldeyer-Hartz, 1836–1921), который в 1888 г. обнаружил, что при делении клеток происходит расщепление хромосом на две одинаковые половины. Н. К. Кольцов называл хромосомы *генонемами*. Август Вейсман, опираясь на результаты наблюдений за поведением хромосом при мейозе, полученные ещё в 1883 г. немецким учёным Вильгельмом Ру (W. Roux, 1850–1924), предположил, что хромосомы являются *носителями наследственной информации*. Позднее американские исследователи из Рокфеллеровского института в Нью-Йорке Т. Морган, К. Бриджес, Г. Мёллер и А. Стёртевант доказали верность этого предположения и разработали *хромосомную теорию наследственности*.

\*\*У разных видов организмов число хромосом в кариотипе, как правило, различно и может сильно варьировать, причём нет никакой корреляции между числом хромосом и размерами генома\*\*\*\*. Скорее всего, такие различия возникли в процессе эволюции случайно, поскольку не выявляются никакие закономерности в распределении ДНК по хромосомам (хотя любые перестройки хромосом сказываются на функционировании организма!). В то же время (и это возможно редкое исключение) по сообщению Nature News, в 2018 г. китайским учёным удалось 16-ти хромосомный набор пекарских дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* собрать в одну хромосому, а американским – в две хромосомы, причём такие перестройки генома не оказали существенного влияния на функционирование новых искусственных штаммов дрожжей.

\*\*\*Каждая пара аутосом представлена *морфологически идентичными* экземплярами, и лишь половые хромосомы являются *гетероморфными*.

\*\*\*\***На самом деле самой маленькой является 21-я хромосома!**

\*\*\*\*\*Для примера, в диплоидном наборе у человека 46 хромосом (23 пары), а у шимпанзе 48, у лошади 66, а у овцы 54, у речного рака 196, но в то же время у всех кошачьих 38. Рекордсмен среди растений – папоротник ужовник, у которого около 500 хромосом, тогда как у сложноцветного растения *Naploparpus gracilis* всего 4 хромосомы. У одной из рас аскариды в гаплоидном наборе только 1 хромосома, как и у чёрного муравья-бульдога.

**Хромосомы голокинетические.** От греч. holos – *весь* и kinetikos – *приводящий в движение*. Хромосомы с диффузным расположением

центромеры, в результате чего с нитями митотического веретена могут быть связаны все части хромосомы (см. **Хромосомы голоцентрические**).

**Хромосомы голоцентрические.** От греч. *holos* – *весь, целиком* и *центр*. Хромосомы, не имеющие выраженной первичной перетяжки, и поэтому к таким хромосомам нити митотического веретена прикрепляются в любом месте по всей их длине (так называемый “диффузный” кинетохор). Такие хромосомы обнаружены у некоторых покрытосеменных растений, водорослей (например, у пресноводной нитчатой водоросли спиригиры)\* и грибов, а также у простейших и насекомых ряда классов\*\*. Голоцентрические хромосомы встречаются также и у нематод (см. **Кинетохор**).

\*Название получила из-за спирально извитых лентовидных хлоропластов. В результате интенсивного загрязнения бытовыми стоками Байкала спиригира превращается для его экосистем в настоящее бедствие. К тому же она способствует размножению ядовитых цианобактерий (по старой терминологии, сине-зелёных водорослей).

\*\*У простейших вообще отсутствует какая-либо структура, напоминающая кинетохор, а у некоторых насекомых (у равнокрылых и полужёсткокрылых) кинетохор скорее относится к сильно вытянутому трёхслойному типу.

**Хромосомы гомеологические.** От греч. *homoios* – *одинаковый*. Хромосомы, одинаковые (морфологически сходные) у разных видов организмов. Показано, что в таких хромосомах часто сохраняется сцепление между определёнными локусами даже у сильно дивергировавших видов, например, у приматов.

**Хромосомы дицентрические.** Хромосомы, содержащие две центромеры. Образуются в результате объединения двух хромосомных фрагментов, каждый из которых содержит центромеру. Такие хромосомы нестабильны и обычно разрываются в ходе митоза.

**Хромосомы добавочные (В-хромосомы).** Сверхкомплектные хромосомы, отражающие пластические возможности кариотипа у некоторых организмов. Поведение этих хромосом в митозе и мейозе аномально, поэтому их число может быть различно в дочерних клетках. По-видимому, они целиком состоят из гетерохроматина и могут отражать популяционные особенности организмов у некоторых видов, например, у полёвок, обитающих на разных берегах Енисея. Синонимы – *хромосомы акцессорные*.

**Хромосомы типа “ламповых щёток”**\*. Гигантские хромосомы, присутствующие в развивающихся ооцитах (в диплотене у самок) большинства позвоночных (круглоротых, акул, костистых рыб, хвостатых и бесхвостых амфибий, пресмыкающихся и птиц), у двукрылых и прямокрылых насекомых, а также у некоторых растений на других стадиях\*\*. Возникают из типичных диплотенных хромосом и отличаются специфическими особенностями строения. По длине они превышают размеры политенных хромосом\*\*\*. В ооцитах амфибий представляют

собой диплотенные биваленты, состоящие из двух хромосом, перекрещивающиеся в точках хиазм, и имеют множество боковых петлевидных выростов (хромосомы с петлями), придающих им вид ёршика, или ламповой щётки\*\*\*\*. Поэтому их и назвали *хромосомами типа “ламповых щёток” (lampbrush chromosomes)*. Петли представляют собой участки ДНК хроматид, активно ведущие транскрипцию (каждая петля является единицей транскрипции).

\*Открыты в 1888 г. в ооцитах *Siredon* немецким цитологом Вальтером Флеммингом. По другим источникам обнаружены в 1892 г. Рюккером.

\*\*Хромосомы типа “ламповых щёток” обнаружены также в профазе мейоза у самцов млекопитающих, амфибий и насекомых, например, в *сперматоцитах* у мух подгруппы *Drosophila hydei*.

\*\*\*Наиболее крупные могут достигать в длину 1 мм (у тритона *Triturus pyrrhogaster*).

\*\*\*\*Обладают внешним сходством со щётками, которыми раньше чистили стёкла керосиновых ламп.

**Хромосомы половые\***. Хромосомы, тесно связанные с полом, предопределяющие развитие организма в направлении того, или иного пола (но не на 100 %!). К ним относятся X- и Y-хромосомы, при этом у последней хромосомы нет гомологичной пары, но именно она “заставляет” изначально женский эмбрион (говоря языком компьютерщиков, *появляющийся по умолчанию*) превращаться в мужской плод у млекопитающих и человека (мужская гетерогаметность). Правильнее говорить, что парность сохраняется только у гомогаметного пола с кариотипом XX (женского, у млекопитающих, человека и мух, и мужского у птиц и бабочек)\*\*. Хотя и здесь парность относительная, поскольку одна из X-хромосом у гомогаметного пола инактивируется в результате плотной упаковки хроматина (см. **Тельце Барра**). Непарность половых хромосом у гетерогаметного мужского пола делает его уязвимым при мутациях в X-хромосоме (см. **Гемофилия, Дальтонизм, Миодистрофия Дюшенна**). Считается, что половые хромосомы возникли в результате мутации, нарушившей обмен участками (кроссинговер) между когда-то гомологичными хромосомами, в результате чего перенос генов стал редким событием, и эволюция каждой из них пошла своим путём. В конце концов, это привело к тому, что на протяжении эволюции внутри генома половые хромосомы попали в состояние своеобразного конфликта, в результате которого Y-хромосома за счёт делеций и транслокаций потеряла гены, не связанные с её основной функцией (генетическое “вырождение” Y-хромосомы). Эти представления известны под названием “*антагонистической эволюции полов*”, обусловленной “*эволюцией интерлокальных противоречий*” (ICE – “interlocus contest evolution”) (см. **Детерминация пола**).

\*Название “половые хромосомы” было введено в 1906 г. Э. Уилсоном (Willson E. W., США), который в 1909 г. также ввёл названия “X-хромосома” и “Y-хромосома”.

\*\*У бабочек и птиц всё происходит наоборот, и маленькая половая хромосома изначально мужской эмбрион превращает в женский.

**Хромосомы точечные.** Хромосомы, с трудом видимые в световой микроскоп и имеющие вид точек из-за очень малых размеров. Такие хромосомы характерны, например, для некоторых простейших, грибов и водорослей, а также для льна и морского камыша. Синоним – *микрохромосомы*.

**X-хромосома (человек).** Женская половая хромосома со средним размером 165 млн. п.н. (по размеру следует за 7-ой хромосомой), содержащая 1529 (по другим источникам 1098) белок-кодирующих генов, большинство из которых не связаны с полом. Из всех хромосом обладает наименьшей вариабельностью. На конце каждого из плеч (*q* и *p*) X-хромосома несёт небольшую область (2, 6 млн. п.н.), получившую название *псевдоаутосомный район* (PAR1 и PAR2), гены в которой соответствуют 25 % генов, локализованных в Y-хромосоме\* (см. **Псевдоаутосомные районы**). Содержит также участок (ген), обозначаемый DAX, который при транслокации на Y-хромосому, приводит к подавлению мужского фенотипа (ребёнок с мужским генотипом XY имеет женский фенотип). Любой ген X-хромосомы у мужчины проявляется фенотипически. Поскольку у мальчиков X-хромосома всегда материнская\*\*, то гены, которые она содержит, могут быть не только поврежденными (например, при гемофилии, миодистрофии Дюшенна или дальтонизме), но могут быть, и выключены в результате полового импринтинга. А это ведёт к возникновению целого ряда генетических патологий. В X-хромосоме выявлено более 300 мутантных генов, ответственных за моногенные заболевания (практически 10 % всех “болезнетворных” генов, тогда как сама хромосома содержит только около 4 % всех генов). В клетках женского организма одна из X-хромосом инактивирована (тельце Барра), что позволяет сгладить разницу в количестве генов, сцепленных с полом, у мужчин и женщин. *X-инактивация* происходит уже в раннем эмбриогенезе примерно на 3-й неделе развития эмбриона человека и является случайным процессом “выключения” одной из двух хромосом (материнской или отцовской). В результате женщина имеет фенотипически различные по выраженности генов, сцеплённых с полом, популяции соматических клеток (*химеризм X-гетерозиготности, или генетический мозаицизм*, поскольку в одних клетках женского организма проявляется один аллель, а в других – другой) (см. **X-инактивация, Лайонизация, Тельце Барра**).

\*Псевдоаутосомные районы X-хромосом защищены от процесса лайонизации (X-инактивации).

\*\*Мужчина по генам, локализованным в X-хромосоме, является *гемизиготой* ( $X^A Y$  или  $X^a Y$ ).

**Y-хромосома (человек).** Мужская половая хромосома, включающая 58 млн. п.н.; содержит всего около 350 белок-кодирующих генов, распределённых неравномерно (большой частью в плече *p* и в проксимальной части плеча *q*), поэтому часто её называют хромосомным рудиментом. Обладает доминирующим влиянием на детерминацию пола, поскольку содержит “комплекс, определяющий мужской пол” (комплекс, отвечающий за маскулинизацию организма и выработку спермы). Наличие Y-хромосомы в кариотипе у млекопитающих, при любом числе X-хромосом, всегда направляет развитие зародыша по мужскому типу. В то же время известны организмы, например, клоп *Protenor*, у которого Y-хромосома отсутствует и мужской пол обладает генотипом XO (см. **Протенор**). Лица с *изохромосомой* по длинному плечу Y-хромосомы являются фенотипическими женщинами, а по короткому плечу – мужчинами. Отсюда следует, что ген, обеспечивающий маскулинизацию, находится в коротком (*p*) плече. Установлено, что он лежит в участке, содержащем 300 000 пар нуклеотидов, получившем обозначение SRY\* (*sex-determining region of the Y-chromosome*) и включается на 7-ой неделе пренатального развития\*\*, запуская зачаточными тестикулами (яичками) синтез тестостерона, который и стимулирует развитие зародыша по мужскому типу. Только 25% генов Y-хромосомы соответствуют генам X-хромосомы; в то же время по всем остальным генам мужчины являются *гемизиготами*. Более 300 млн. лет назад обе хромосомы были практически одинаковыми, но в процессе эволюции Y-хромосома потеряла в основном участки, сходные с X-хромосомой (не менее тысячи генов). Особенностью Y-хромосомы является то, что она обогащена не содержащими гены гетерохроматиновыми районами (бесконечными палиндромными повторами)\*\*\*. Возможно, что палиндромы за счёт механизма генной конверсии позволяют Y-хромосоме проводить ауторепарацию повреждений в условиях отсутствия гомологичной пары.

\*Кроме семенников этот ген у мужчин экспрессируется ещё и в головном мозгу. Следовательно, главный сексуальный орган у мужчин действительно расположен между ушей.

\*\*До этого срока пренатального развития зачаточные протоки у эмбриона человека могут развиваться как в мужские, так и в женские репродуктивные органы.

\*\*\*Мужская хромосома содержит большой сегмент в дистальной части q-плеча, интенсивно флуоресцирующий после окраски акрихином, даже в ядрах неделящихся клеток. Это свойство используется для обнаружения Y-хромосомы в клетках *буккального* эпителия (от лат. *buccal* – *щёчный* < *bucca* – *щека*).

**Хромосомный остов.** Белковая структура, имеющая форму пары сестринских хроматид, остающаяся после удаления гистонов (см. **Скэффолд**).

**Хромосомный полиморфизм.** От греч. poly – *много* и morphe – *форма* (буквально, разнообразие форм хромосом). Явление, обусловленное различиями в отдельных сегментах гомологичных хромосом, обнаруженное у многих организмов. Чаще затрагивает хорошо заметные участки в хромосомах, такие как вторичные перетяжки, спутники и утолщения.

**Хромосомные перестройки.** Крупные изменения (мутации) в структуре хромосом. У человека приводят к множественным порокам развития (физическим аномалиям) и серьёзным патологиям – хромосомным болезням. Степень влияния на фенотип зависит от величины хромосомного фрагмента, затронутого абберацией. В отличие от анеуплоидий, при хромосомных перестройках число хромосом не изменяется (см. **Деления, Дупликация, Инверсия, Инсерция, Транслокация**). Синоним – *хромосомные абберации*.

**Хромофобные клетки.** От греч. chroma – *цвет* и phobos – *страх*. Неокрашивающиеся клетки (клетки, не воспринимающие красители), например, некоторые клетки в гипофизе.

**Хромоцентры.** От греч. chroma – *цвет* и kentron (лат. centrum) – *средоточие, центр*. Буквально, “окрашенные центры”. Сильноокрашивающиеся агрегаты (в виде зёрен или крупных блоков) гетеропоикнотического материала хроматина (факультативного гетерохроматина), образующиеся в интерфазном ядре и находящиеся в большинстве случаев на его периферии.

**Хромоциты.** От греч. chroma – *цвет* и kytos – *клетка*. Общее название пигментных клеток.

**Хрон\***. От греч. chronos – *время*. Единица измерения времени в эволюции. (1 хрон = 1 млн. лет; 1 миллихрон = 1 тысяче лет; 1 килохрон =  $10^9$  лет).

\*Термин ввёл в 1957 г. английский биолог и философ Хаксли Джулиан Сорелл (Huxley J. S., 1887–1975) – один из главных создателей *синтетической теории эволюции*.

**Хронаксия.** От греч. chronos – *время* и taxis – *оценка, цена*. В физиологии возбудимых тканей *хронаксия* – это наименьшее время, в течение которого должен действовать ток удвоенной *реобазы* (пороговой силы), чтобы вызвать возбуждение. Иначе, мера возбудимости нервной или мышечной ткани.

**Хронический.** От греч. chronikos < chronos – *время*. Длительно существующий. Например, хронический воспалительный процесс – устойчивый, затяжной, застарелый, медленно прогрессирующий процесс воспаления.

**Хронобиология.** От греч. chronos – *время*. Раздел биологии, изучающий циклические процессы (регулярные флуктуации многих биологических параметров) в организме, связанные с суточной и сезонной периодичностью в активности. Обычно эти флуктуации называют *циркадными биоритмами*, обусловленными функционированием

внутренних “биологических часов”. Установлено, что экспрессия более 80 % генов в разных клетках у приматов и др. млекопитающих флуктуирует, подчиняясь циркадным биоритмам (см. **Циркадные ритмы (биоритмы)**).

Основные понятия хронобиологии были сформулированы Юргеном Ашоффом (Германия) и Колином Петтендригом (США).

Известно, что даже способность к обучению у человека и животных, например, у крыс, контролируется биологическими часами. Так было показано, что грызуны отвечают на смену суточных (циркадных или окологциркадных) ритмов ретроградной амнезией, т. е. забывают всё, чему их учили до смены ритма.

**Хронотерапия.** От греч. *chronos* – *время* и *terapeia* – *забота, лечение*. Медицинское направление в терапии различных заболеваний, учитывающее физиологические и биохимические биоритмы (“биологические часы”) в назначении пациентам лекарственных средств (форм)\*. Синоним – *хрономедицина*.

\*Представители этого подхода в лечении “восстали” против так называемого “трёхразового идиотизма” в назначении лекарств.

**Хронотропный.** От греч. *chronos* – *время* и *tropos* – *поворот, перемена*. Изменяющий частоту, например, сердечных сокращений.

**Хронотропизм.** От греч. *chronos* – *время* и *tropos* – *поворот, перемена*. Изменение частоты периодического процесса под влиянием каких-либо внешних воздействий.

**“Хрустальные дети”\***. Дети с несовершенным остеогенезом, подверженные легко возникающим переломам костей. Заболевание обусловлено мутацией в нетранслируемой области гена, кодирующего один из рецепторных белков остеоцитов, приводящей к образованию нового иницирующего трансляцию кодона AUG в транскрибируемой с гена РНК\*\*, что добавляет к полипептидной цепочке белка 5 дополнительных аминокислотных остатков (см. **Несовершенный остеогенез**).

\*Заболевание также называют *болезнью хрупких костей* и *болезнью “стеклянного” человека*.

\*\*В иРНК возникает ненормальный AUG (AUG)-сигнал, который заставляет рибосому начинать раньше трансляцию белка.

**Хумулин (гумулин).** От англ. *human insulin* – *инсулин человека*. Изготавливается полусинтетическим способом с использованием рекомбинантной ДНК (генно-инженерный инсулин). Хумулин фирмы “Eli Lilly” стал первым генетически модифицированным лекарственным препаратом, получившим в 1982 г. одобрение FDA. В настоящее время в клинической практике часто используются человеческие инсулины “Хумулин регуляр” фирмы “Eli Lilly” и “Лантус” (инсулин гларгин) производства фирмы “Авентис Фарма Дойчланд”, Германия (а теперь есть и инсулин “Лантус” в шприц-ручках Соло Стар производства “Санofi-Авентис\_Восток”, Россия), содержащие по 100 МЕ в 1 мл раствора для

подкожных инъекций. На рынке появился также инсулин Туджео Соло Стар SANOFI, содержащий по 300 МЕ в 1 мл.

*“Прорыв в науке по определению непредсказуем, однако по причине огромной активности исследователей мы должны быть оптимистами и ожидать этого прорыва”.*

Ллойд Гат, амер. биолог – пионер исследований по регенерации нервной ткани.

## Ц

*“На свете очень много такого, что мы плохо усвоили и что надо постоянно повторять”.*

*“Бог создал человека для того, чтобы человек сделал то, что не знает Бог”.*

Н. Бердяев

**“Цветуха”, “цветушность”.** Термин, обозначающий аномальный путь развития двулетних растений, когда они ускоренно проходят весь жизненный цикл (цветут и образуют семена) за первый год жизни. “Цветуха” характерна для таких культур, как свёкла, редька, редис, брюква (обычно в таких случаях овощеводы говорят: “ушли в стрелку”).

**Цвиттерионы (цвиттер-ионы).** От нем. zwitter – *смешанный* (двуполюный) и ионы. Биполярные (диполярные) ионы. Полярные группы заряженных фосфолипидных головок мембранных липидов (см. **Амфифильность**). Цвиттерионные полимеры в настоящее время пытаются использовать в качестве соединений, препятствующих прикреплению к субстрату бактериальных биоплёнок (см. **Бактериальные биоплёнки**).

**Цедра.** От итал. cedro < лат. citrus – *лимонное дерево*. Наружный окрашенный в жёлтый или жёлто-оранжевый цвет слой кожуры цитрусовых плодов. Содержит эфирные масла.

**Цейтраферная киносъёмка.** От нем. Zeit – *время* и raffen – *собирать*. Покадровая замедленная киносъёмка (съёмка одиночными кадрами), через заданные промежутки времени, позволяющая при ускоренной прокрутке увидеть в динамике какой-либо медленно протекающий процесс, например, ход митоза или прорастание и развёртывание листовой почки.

**Целиакия\*.** От греч. koiliakia < koilos – *живот* (koilia – *чревной, или брюшной*, т. е. относящийся к брюшной полости). Заболевание чаще встречающееся у детей (а иногда и у взрослых всех возрастов) и связанное с непереносимостью белков клейковины злаков – *глюадина, глютена*

(глутенина) из пшеницы и ржи, и *авенина* – из овса. У больных целиакией *глютен* запускает аутоиммунную реакцию против энтероцитов слизистой оболочки тонкого отдела кишечника, что приводит к атрофии ворсинок и тяжёлой хронической недостаточности пищеварения. При этом в кишечнике нарушаются процессы всасывания жиров, жирорастворимых витаминов (особенно витамина D), фолиевой кислоты, железа и других компонентов пищи, и всё это сопровождается вздутием живота, псевдоасцитом и поносом, в результате чего развивается алиментарное истощение (см. **Глиадин, Глютен, Проламины, Тканевая трансглутаминаза**). Интересно отметить, что дефектные гены, определяющие развитие целиакии, распространены только у представителей белой расы, а количество страдающих людей неуклонно нарастает. Синонимы – *глютеновая болезнь, глютенная энтеропатия, болезнь глютенной недостаточности*.

\*Название заболевания “*celiac affection*” было предложено в 1888 г. английским врачом Самуэлом Ги (Samuel Gee). По другой версии название заболеванию дал ещё в I веке н. э. греческий врач Аретей Каппадокийский.

**Целлюлярный.** От лат. *cellularis* < *cellula* < *cella* – *клетка*. Состоящий из клеток, относящийся к клетке (клеточный).

**Целлялюризация.** От лат. *cellularis* < *cella* – *клетка* и *-ia* – *условия*. Процесс формирования клеточных мембран вокруг ранее образовавшихся в яйце множественных ядер в ходе раннего эмбриогенеза (например, у насекомых). Обычно после образования ядра выходят на периферию яйца, а затем подвергаются процессу целлялюризации, который обычно начинается в области расположения зародышевой полоски.

**Целобластула.** От греч. *koiloma* (*koilos, kelia*) – *полость* и *blastos* – *росток*. Стадия зародышевого развития, характерная для некоторых беспозвоночных животных. В типичной форме – наполненный жидкостью полый шарик с эпителиоподобной стенкой (*бластодермой*) и центральной полостью (*бластоцелем*).

**Целом.** От греч. *koiloma* (*koilos, kelia*) – *полость*. Вторичная полость тела у животных, представляющая собой пространство между стенками тела и внутренними органами. Впервые появляется у билатеральных беспозвоночных, живших 600–580 млн. лет назад, а из современных форм у кольчатых червей\*, т. е. у организмов, для зародышевого развития которых характерны три зародышевых листка (см. **Билатеральная симметрия**). У раннего эмбриона животных целом формируется внутри мезодермы, и выстилается мезодермальной тканью (мезотелием). У позвоночных животных из целома возникают околосоудная и брюшная полости. С целомом связывают и появление кровеносных сосудов (при этом остатки первичной полости трансформируются в сосуды) (см. **Псевдоцель**).

\*Целом у кольчатых червей (*Annelida*) разделён на множество парных целомических мешков, соответствующих числу сегментов тела.

**Целомодукты.** От греч. koiloma (kelia) – *полость* (целом) и лат. ductus – *проток, проход*. Протоки (каналы), которыми внутренняя полость тела (целом) сообщается с внешней средой. К таким каналам относятся, например, *метанефридии* кольчатых червей (см. **Метанефридии**).

**Целомопоры.** От греч. koiloma (kelia) – *полость* (целом) и poros – *проход, отверстие*. Отверстия на поверхности тела некоторых видов насекомых, через которые в случае опасности, вытекает раздражающая или ядовитая для врагов *гемолимфа*.

**Целоплана (лат. Caeloplana).** От греч. koiloma (kelia) – *полость* (целом) и planum – *плоский*. Беспозвоночное животное типа (класса) гребневиков (см. **Ктенофоры**).

**Цемент.** От нем. Zement < позднелат. caementium – *битый камень* < caedo – *бью, тешу*. Разновидность твёрдой костной ткани, покрывающей шейку и корень зуба. Синоним – *зубной цемент*.

**Цементобласты.** От нем. Zement < лат. caementum – *битый камень* и blast – *росток, отпрыск*. Клетки, предшественники цементацитов.

**Цементоциты.** От нем. Zement < лат. caementum – *битый камень* и греч. kytos – *клетка*. Клетки, секретирующие цемент корня зуба, сходный по составу с материалом кости.

**Ценобии.** От греч. koinobios – *живущий совместно*, где koinos – *общий*, bios – *жизнь*. 1. Комплексы слабо объединённых клеток, возникающие в результате их деления. В ценобиях клетки остаются связанными с помощью студенистого материала, набухших клеточных стенок или так называемых “целлюлозных домиков”, не образуя функционального единства и, тем более, не обладая дифференциальной специализацией. Даже некоторые прокариоты могут образовывать легко разрушаемые ценобии. С общебиологической точки зрения ценобии представляют собой одну из эволюционных ступеней на пути возникновения истинной многоклеточности (см. **Колонии**). 2. В ботанике, ценобий – синкарпный сухой плод, возникающий из двух плодолистиков, распадающийся на четыре *эремы* (см. **Эремы**). Ценобий характерен для таких растений, как болотниковые, бурачниковые, губоцветные, вербеновые.

**Ценобластический.** От греч. koinos – *общий* и blast – *росток*. Термин обозначает многоклеточное тело, состоящее из одинаковых клеток (клеток одинаковых по происхождению и функциям) и образующих таллом.

**Ценокарпий.** От греч. koinos – *общий* и karpos – *плод*. Тип гинецея, в котором происходит сращивание боковых стенок соседних плодолистиков с образованием общей завязи (гнезда завязи). При этом столбики отдельных плодолистиков могут оставаться свободными или также срастаются. В зависимости от степени срастания различают три типа ценокарпного гинецея\*: *синкарпный, паракарпный и лизикарпный*.

\*Этот тип гинецея считается эволюционно прогрессивным.

**Ценоцитный.** От греч. *koinos* – *общий* и *kytos* – *клетка*. Например, *ценоцитной* структурой является восьмиядерный зародышевый мешок.

**Ценосарки.** От греч. *koinos* – *общий* и *sarx* (*sarkos*) – *мясо*. Ткань стебелька, лежащая под *перидермом* (*перисарком*) у гидроидных полипов и формирующая каналы, соединяющие соседние гидранты. При этом образуется общая для всей колонии пищеварительная полость – *энтерон* (см. **Энтерон**). Синоним – *гидрокалюс*.

**Ценофобы.** От греч. *koinos* – *общий* и *phobos* – *страх*. Организмы, не образующие устойчивые связи с другими компонентами ценобиозов, прирождённые индивидуалисты. Поэтому обычно имеют более высокие шансы выживания в кризисные периоды эволюции (неблагоприятные времена), переживаемые биоценозами. Большинство растений “живых ископаемых”, например, гинкго, относятся к ценофобам и эврибионтам (см. **“Живые ископаемые”**, **Эврибионты**).

**Ценоцит\*.** От греч. *koinos* – *общий* и *kytos* – *клетка*. Многоядерная клетка (клеточная масса с общей цитоплазмой). Синоним – *синцитий*.

\*Устаревший термин.

**Центез.** От греч. *kentesis* – *прокол*. Введение тонкой иглы (троакара\*, канюли) с диагностическими целями. Синонимы: *пункция* (англ. a puncturing, centesis), *перфорация* (пунктура). Например, *амниоцентез*, *плацентоцентез*, *кордоцентез* (см. **Амниоцентез**).

\*Троакар (от фр. *trois quarts*) – хирургический инструмент в виде тонкой трубки с встроенной трёхгранной иглой, предназначенной для прокалывания стенок полостей тела.

**Центральная догма молекулярной биологии (основной постулат молекулярной биологии)\*.** Представление, господствовавшее в науке более полувека, согласно которому нуклеиновые кислоты служат матрицами для синтеза белков, но не наоборот. Другими словами, согласно основному постулату молекулярной биологии генетическая информация, заключённая в ДНК, сначала копируется на молекулу РНК (транскрибируется), а затем транслируется в последовательность аминокислот в белке. Догма была кратко сформулирована в выражении: *“Один ген – один белок”*, что накладывает ограничение на определение понятия *гены*, как сегменты ДНК, кодирующие только белки. В течение долгого времени признавалась абсолютная универсальность “центральной догмы”, что выражало известное высказывание нобелевского лауреата, французского биохимика Жака Моно: *“То, что верно для E. coli, верно и для слона”*. Следует признать, что центральная догма молекулярной биологии – это молекулярный двойник вейсмановской доктрины о непрерывности зародышевой (половой) плазмы. В более широком смысле, это представление, согласно которому гены оказывают влияние на формирование организма, но особенности строения организма никогда не переводятся в генетический код, т. е. приобретённые признаки не наследуются (см. **Барьер Вейсмана**).

\*Была провозглашена почти полустулетием Френсисом Криком как “основная доктрина генетики”, отражающая однонаправленное движение информации в живых организмах (ДНК→РНК→белок).

**Центральная нервная система (ЦНС).** Включает головной и спинной мозг. Состоит из нейронов, клеток глии и скоплений проводящих волокон (см. **Мозолистое тело**). Нейроны, лежащие за пределами головного и спинного мозга (ганглионарные и интрамуральные нейроны), относятся к периферической нервной системе (ПНС) (см. **Ганглии**).

**Центральная ямка.** Анатомическое образование глазного дна, содержащее только колбочки (150 тыс./мм<sup>2</sup>); обеспечивает остроту зрения. Синонимы – *фовеа (fovea centralis retinae)*, *pit\**.

\*От англ. *pit* – *естественное углубление на теле, ямка*.

**Центрин.** От лат. *centrum* – *срединная точка, центр* (геометрический центр клетки) и греч. *protein* – *белок*. Белок, входящий в состав базальных телец простейших (в частности, хламидомонады). Здесь же обнаружены более 200 различных белков, в том числе *перичентрин*, *γ-тубулин*, *p210*. Следует ожидать, что все эти белки также присутствуют в центриолях животных клеток.

**Центриоли\*.** От лат. *centrum* – *срединная точка, центр* (греч. *kentron* – *острие циркуля*). Клеточные органоиды, обычно парные плотные тельца, называемые также *диплосомой*, располагающиеся в неделящихся (интерфазных) клетках около ядра (в клеточном центре) и окружённые зоной более плотной и светлой цитоплазмы (*центросома*). Каждая центриоль имеет форму полого цилиндра, длиной ~ 0,5 мкм и шириной 0,15 мкм, и состоит из триплетных микротрубочек, собранных по схеме 9 × 3. В процессе митоза центриоли удваиваются и в профазе расходятся к полюсам клетки, формируя нити *ахроматинового* веретена (*митотического* веретена), состоящие из тубулиновых микротрубочек, и соединяющие центриоли с центромерами хромосом (собственно образование второй центриоли и возмещает о наступлении профазы). У дрожжей с ядерной мембраной ассоциирована структура, называемая “бляшкой” (*plaque*), выполняющая функцию центриолей в животных клетках. Центриоли также называли *кинетосомами*, *блефаропластами*, *базальными тельцами* и *притягивающей частицей* (устар.).

\*Центриоли впервые были обнаружены Бовери (Boveri Th., 1888 г.), который наблюдал в центре центросферы едва заметное уплотнение в виде точки.

Центриоли характерны только для тех эукариотов, у которых сперматозоиды имеют жгутики, а некоторые просветы тела (воздухоносные пути, и главное, яйцеводы) выстланы ресничным эпителием. В *мегакариоцитах* центриоли могут присутствовать в значительных количествах, а в полиплоидных клетках число центриолей соответствует числу хромосомных наборов.

**Центрипетально.** От лат. *centrum* – *центр* и *peto* – *стремиться, направляться*. Перемещение от периферии по направлению к центру, например, пиноцитозных пузырьков (см. **Пиноцитоз**).

**Центробласты.** От лат. *centrum* – *центр* < греч. *kentron* – *острие циркуля* и *blastos* – *росток, отпрыск*. Интенсивно делящиеся крупные по размеру клетки, относящиеся к В-клеточной линии развития и находящиеся в *центрах размножения* в периферической лимфоидной ткани, называемых также *вторичными фолликулами*. Из *центробластов* образуются *центроциты* и *В-клетки памяти* (см. **Центроциты**).

**Центролецитальные яйца.** От лат. *centrum* < греч. *kentron* – *острие* и *lekithos* – *яичный желток*. Яйца, в которых желток располагается в самом центре, например, у насекомых.

**Центромера (центромер)\*.** От лат. *centrum* – *центр* и *meros* – *часть*. Область хромосомы (иначе, *первичная перетяжка*), на которой располагается участок прикрепления микротрубочек митотического или мейотического веретена – *кинетохор* (см. **Кинетохор**). В метафазе гомологичные (сестринские) хроматиды объединяются в области центромеры. В зоне первичной перетяжки присутствует особая, высокоповторяющаяся или *сателлитная ДНК* (см. **Сателлитная ДНК, Альфойдная ДНК**). Первичная перетяжка соединяет два плеча хромосомы и по её расположению относительно центра различают форму хромосом: а). *Изобрахиальные\*\** или *метацентрические* (равноплечие) хромосомы при медианном (в середине или почти в середине) расположении центромеры. б). *Гетеробрахиальные* или *субметацентрические* (неравноплечие или *цефалобрахиальные\*\*\**) хромосомы, при субмедианном расположении центромеры. в). *Гипергетеробрахиальные* или *acroцентрические* (“сверхнеравноплечие”) хромосомы, при субтерминальном расположении центромеры. г). *Монобрахиальные* или *телоцентрические* (одноплечие) хромосомы при терминальном расположении центромеры (локализуется на одном конце хромосомы). Обычно хромосомы имеют одну центромеру (*моноцентрические*), но встречаются также *дицентрические, полицентрические* и *голоцентрические* хромосомы, когда микротрубочки веретена связываются по всей длине хромосомы (см. **Хромосомы голокинетические**). Центромера служит участком хромосомы, к которому прикрепляются молекулы *ключевого* кинетохорного 17-kDa белка CENP-A (Centromeric Protein-A), ген которого почти одинаков у всех видов эукариот\*\*\*\* (см. **Центромерный протеин**). Этот белок необходим для постадийного привлечения всех остальных белков, участвующих в формировании кинетохора, и, в конечном счёте, белков веретена деления (в общей сложности не менее 40 различных белков) (см. **Белок Аврора**). Синоним – *место прикрепления веретена* (англ. *spindle attachment*).

\*Термин ведён английским цитогенетиком Дарлингтоном (Darlington C. D., 1937).

\*\*От англ. *brachial* – *плечевой* < греч. *brachys* – *короткий*.

\*\*\*Плечо редуцировано до маленькой головки (от греч. *kephalon* < *kephale* – *голова*).

\*\*\*\*Белки веретена деления, как и само веретено, также одинаковы у всех эукариот, в отличие от структуры последовательности центромерной ДНК (см. **Веретено деления, Кинетохор, Микротрубочки, Тубулин**).

**Центромерный протеин.** От лат. *centrum* – *центр*, греч. *meros* – *часть* и *protein* – *белок*. Высокоосновный белок\* с М.м. 17 kDa, обозначаемый как CENP-A (Centromeric Protein-A), по своим свойствам похожий на гистоновые белки. В *центромерных районах хромосом* замещает в нуклеосомах (гистоновых октамерах) гистон H3, в результате чего центромеры приобретают способность прикреплять веретено деления. При этом центромерные районы становятся прочнее. В центромерах человека имеет место чередование нуклеосом, несущих CENP-A белок, и стандартных нуклеосом, в которых гистоны эпигенетически модифицированы таким образом, что указывают на то место, где должны формироваться центромеры, а “нестандартные” участки CENP-A привлекают белки, необходимые для функционирования веретена деления, в частности, “поддерживающий” белок HJURP (осуществляет “molecular underpinnings of centromere”).

\*Белок, богатый основными аминокислотами (аргинином и лизином).

**Центросома.** От лат. *centrum* – *центр* и греч. *soma* – *тело*. Плотный участок цитоплазмы, содержащий пару *центриолей\**, окружённых перичентрическим материалом, состоящим из аморфного белкового матрикса, в котором находятся многочисленные (сотни) кольца, образованные  $\gamma$ -тубулином. От этих колец радиально отходят тонкие фибриллы микротрубочек, которые строятся со стороны плюс-конца или могут разбираться. Кольца  $\gamma$ -тубулина служат центрами нуклеации цитоплазматических микротрубочек (см. **Центросфера**). В клетках млекопитающих центросома выступает в качестве *центра организации микротрубочек* (ЦОМТ). Центросома также является сигнальным центром, содержащим различные регуляторы клеточного цикла (все представители семейства киназ, регулирующих дупликацию и расхождение центросом) и их субстраты\*\*. Синонимы – *центросфера, клеточный центр, центральное тельце* (устар.), *астроцель*.

Исследуя процесс митоза на яйцах аскариды, Эдуард Ван Бенеден (E. Van Beneden, 1876 г.) обнаружил по краям фигуры деления округлые пятна и назвал их “полярными тельцами”. Позднее Бовери (Boveri Th., 1888 г.) показал, что эти тельца происходят от деления одного “центрального тельца”, которое стали называть “центросферой”, или “центросомой”.

\*Только у животных, имеющих ресничные клетки и жгутики сперматозоидов. В растительных клетках (у цветковых растений) центросома не содержит центриолей и не имеет цитастера (“звезды”).

\*\*Семейства Cdk1-циклина, Aurora, NIMA, Plk.

**Центросфера\***. От лат. centrum – *центр* и греч. sphaira – *шар*. Часть цитоплазмы, окружающая центриоли и содержащая радиально отходящие от колец  $\gamma$ -тубулина микротрубочки веретена деления. Другими словами, центросфера – это специальная область клетки, в которой во время митоза происходит реорганизация, приводящая к формированию ахроматинового аппарата с превращением центросферы в астросферу. Синоним – *центросома* (см. **Центриоли, Центросома**).

\*Термин был предложен немецким ботаником Эдуардом Страсбургером (E. Strasburger, 1893).

**Центроциты**. От лат. centrum – *центр* и греч. kytos – *клетка*. Созревающие потомки *центробластов*. Относятся к клеткам В-клеточной линии развития и локализуются в так называемых *центрах размножения* периферической лимфоидной ткани (вторичных фолликулах). При дифференцировке превращаются в *плазмоциты*, продуцирующие антитела, или В-клетки памяти. На конечной стадии развития подвергаются апоптозу, в зависимости от сигналов, поступающих от фолликулярных дендритных клеток (см. **Центробласты**).

**Центры размножения (ЦР)**. Особые и недолговечные, специализированные образования (участки), появляющиеся в лимфоидных органах (лимфатических узлах и селезёнке), в которых происходит интенсивная пролиферация и гибель лимфоидных клеток, главным образом, В-лимфоцитов. ЦР появляются после стимуляции иммунной системы чужеродными антигенами (т. е. ЦР – это *постантигенные* образования) и в них происходят процессы *соматического гипермутирования* и *созревания аффинности* (см. **Соматическое гипермутирование, Созревание аффинности**). Следует подчеркнуть, что у мышей и человека эти процессы индуцируются антигенами и связаны с *антигензависимым отбором*. Наличие ЦР говорит о том, что соматическое гипермутирование затрагивает *неподвижные*, взаимодействующие с другими клетками иммунной системы В-лимфоциты, а не клетки, находящиеся в крови и лимфе\*. Синоним – *вторичные фолликулы*.

\*В ЦР формируются первичные фолликулы, содержащие *фолликулярные дендритные клетки* (ФДК), которые на своей поверхности образуют комплексы антиген-антитело и являются антигенпрезентирующими клетками. Исходные В-клетки (клетки-основатели, или *В-центробласты*, у которых на поверхности нет антител) заселяют фолликулы и при участии хелперных Т-клеток начинают быстро делиться (фаза пролиферации, продолжающаяся примерно 5 дней), образуя популяцию *центроцитов*. На определённом этапе образования популяции центроцитов происходит соматическое гипермутирование перестроенных V(D)J-генов и процесс созревания аффинности – конкурентный антигенсвязанный отбор клеток, при котором выживают только клетки, продуцирующие высокоаффинные антитела. Клетки, образующие антитела

с низкой аффинностью, элиминируются через апоптоз. Таким образом, в ЦР происходит клональная селекция В-клеток, направляемая антигеном, в результате которой выживают, делятся и продуцируют антитела высокой аффинности только немногие В-лимфоциты. Некоторые из них становятся долгоживущими клетками памяти (см. **Центробласты, Центроциты**).

**Ценур (ценура).** От греч. *koinos* – *общий* и *ura* – *хвост*. Тип личинки (финны) со многими ввёрнутыми в полость пузыря головками. Представляет собой личиночную стадию развития у ленточных червей (солитёров, цепней) – *тениид* (*Taenidae*), вызывающих заболевания *ценурозы*. Личинки паразитируют во внутренних органах, в мышцах, в мозгу у животных и человека. У овец ценуроз центральной нервной системы известен под названием *вертячка*. Синоним – *ценурус* (новолат. *coenurus*).

**Церамид.** От греч. *keras* (*keratos*) – *рог* (лат. *cera* – *воск*) и *амид* (в церамиде присутствует амидная связь). Сфинголипид, образованный жирной кислотой, например, миристиновой, соединённой амидной связью с моновенасыщенным длинноцепочечным аминспиртом сфингозином, содержащим цепь из 14-ти углеродных атомов. Другими словами, церамид – это сфингозин, ацилированный по аминогруппе остатком жирной кислоты. Представляет собой один из активаторов протеинфосфатазы типа 2А (PP2A), освобождающий кальций из внутриклеточных депо – цистерн эндоплазматического ретикулума и митохондрий.

**Церасиум\*.** От лат. *cera* – *воск*. Выделения грызунов *даманов* (дасси), скапливающиеся на скалах.

\*В Древнем Риме использовали как возбуждающее половое чувство средство – афродизиак.

**Цераты.** От греч. *keras* (*keratos*) – *рог*. Органы защиты – ядовитые придатки, расположенные на спинах голожаберных моллюсков.

**Цереброзиды.** От лат. *cerebrum* – *мозг* и греч. *eidos* – *сходство*. Гликолипиды, содержащие полярную группу углевода, связанную с аминспиртом сфингозином, соединённым амидной связью с остатком жирной кислоты. Другими словами, гликозилированный различными углеводами церамид, например, *галактозилцерамид* или *глюкозилцерамид* (см. **Церамид, Галактозиды**). Значительные количества цереброзидов входят в состав миелиновой оболочки мякотных нервов.

**Церка.** От греч. *kerkos* (лат. *cercus*) – в зоологии беспозвоночных, *хвост, хвостовой придаток, хвостовой отросток* (см. **Церкария**).

**Церкария.** От новолат. *cercaria* < греч. *kerkos* – *хвост* (церка). Свободноплавающая личиночная стадия в развитии у сосальщиков (личинка трематод, длиной около 1 мм), покинувшая тело первого промежуточного хозяина (моллюска). Имеет хорошо развитый хвост (отсюда и произведено название), раздвоенный у фуркоцеркарий\* или имеющий боковые придатки. Развивается в спороцисте (редии). Может превратиться в адолескарию, как, например, у печёночной двуустки

(см. **Адолескария**), либо внедряется в тело второго промежуточного хозяина (рыбы, головастика), где отбрасывает хвост и образует цисту (инцистируется), превращаясь в *метацеркарию* (см. **Метацеркария**, **Редия**). Церкарии обладают способностью вырабатывать секреты, нарушающие целостность покровов хозяина. Так у церкариев сосальщиков есть специальные железы, открывающиеся у основания стилета или фронтального органа, секрет которых содержит гиалуронидазу, расщепляющую межклеточный “цемент”. Благодаря этой особенности церкарии сосальщиков проходят через неповреждённые покровы животных и мигрируют внутри тела хозяина через его органы и ткани.

\*От позднелат. *furcatus* – *разделённый*.

**Цероиды**. От греч. *keroumenos* (*ker*) – *воск* и *eidosis* – *сходство, похожий, вид*. Восковидные пигменты жёлто-коричневого цвета, образующиеся в результате лизосомного окисления и полимеризации жиров (главным образом, ненасыщенных жирных кислот) и накапливающиеся в виде гранул в клетках печени, почек, артерий, капилляров, миокарда, элементах ретикуло-эндотелиальной системы и т. д. при старении и дегенеративных изменениях. Наличие гранул липохромов в клетках ЦНС считается одним из важных показателей сенильных изменений и процессов дегенерации, а также при других патологиях, таких как, например, *поздний юношеский церебральный сфинголипидоз*. Цероиды представляют собой смеси различных веществ, имеющие не всегда одинаковый состав и сохраняющихся неопределённо долго после прекращения действия факторов, вызвавших их образование (см. **Липофусцин**, **Фусцин**). Синонимы – *липопигменты, липохромы, пигменты изнашивания*.

**Церулеин\***. От лат. *caeruleus* (англ. *cerulean*) – *небесно-голубой, лазурный* и *protein* – *белок*. Декапептид, обладающий гипотензивной активностью; способен также стимулировать гладкую мускулатуру (например, сокращение желчного пузыря), пищеварительную секрецию и освобождение инсулина. По молекулярной структуре похож на гастрины и холецистокинин. У прокариот ингибирует синтез жирных кислот и тем самым синтез липополисахаридов и экспрессию белков *общих поринов*, таких как *OmpC* и *OmpF* у *E. coli*, поскольку их синтез зависит от синтеза липополисахаридов.

\*Впервые был изолирован из лягушки вида *Hyla caerulea*, откуда и получил своё название.

**Церулоплазмин**. От лат. *caeruleus* – *небесно-голубой* < *caelum* – *небеса* (англ. *heaven* – *небо*), плазма и *protein* – *белок*. Медьсодержащий белок из фракции  $\alpha_2$ -глобулинов плазмы крови, голубого цвета (связывает 90 % всей меди, содержащейся в плазме\*; на каждую молекулу приходится 8 атомов меди). Обладает оксидазной активностью и участвует в эритропоэзе.

\*При этом медь, доставляемая к клеткам, переносится не церулоплазмином, а альбумином.

**Церуминоз.** От лат. cerumen < греч. keroumenos – *воск* (ушная сера) и -osis – *состояние*. Избыточное образование ушной серы.

**Цестоды (Cestoda).** От греч. keston – *пояс, лента*. Ленточные паразитические черви, обитатели кишечника животных и человека, длиной от нескольких мм до 20 м (класс плоских червей с лентовидным телом).

**Цефалгия.** От греч. kephalon (kephale) – *голова* и algos – *боль, страдание*. Головная боль (англ. “head ache”), характеризующая “разлитостью” в различных частях головы.

**Цефалоподы.** От греч. kephalon – *голова* и podos (pes, pus) – *нога*. Головоногие моллюски.

**Цефалоспорины.** От греч. kephalon (kephalē) – *голова* и spora – *семя*. Антибиотики, продуцируемые плесенью рода *Penicillium* (содержат в своей структуре реакционноспособное β-лактамное кольцо). Отсюда их относят к группе β-лактамных антибиотиков. Ингибируют синтез клеточных стенок у грамотрицательных бактерий.

**Цефалотоксин.** От греч. kephalon – *голова* и toxikon – *яд*. Прогарптон слюнных желёз головоногих моллюсков, оказывающий парализующее действие на крабов.

**Цефалоцеле.** От греч. kephalon – *голова* и cele – *грыжа*. Врождённые мозговые грыжи – выпячивания содержимого черепа через имеющийся в нём дефект. В зависимости от содержимого грыжи различают: *менингоцеле* – грыжа, содержащая мозговые оболочки (от греч. meninges, meninx – *мозговые оболочки*), *энцефалоцеле* – в мозговых оболочках содержится мозговое вещество и *энцефалоцистоцеле* – мозговая ткань содержит полость (kystis), заполненную ликвором.

**Цецидии.** От лат. cecidi (cado) – *падать, погибать*. Патологические образования в тканях растений – наросты (например, на корнях, листьях), образующиеся под влиянием телергонов-цецидогонов, продуцируемых насекомыми и клещами (*цецидозоями*) (см. **Цецидозои**). Синоним – *галлы* (см. **Галлы**).

**Цецидогены.** От лат. cecidi (cado) – *падать, погибать* и греч. genan – *порождать*. Вещества телергоны, продуцируемые некоторыми насекомыми и клещами, вызывающие образование в тканях растений характерных наростов, называемых *галлами*, или *цецидиями*.

**Цецидозои.** От *цецидии* (галлы) и zoon (zoa) – *животное (животные)*. Животные, вызывающие образование галлов у растений. К ним относятся, например, насекомые галлицы (*Wachtliella*) (см. **Цецидии**).

**Цианоз.** От греч. kyanosis – *тёмно-синий*. Состояние посинения определённых участков тела, наблюдающееся, в частности, при выраженной сердечной недостаточности (цианоз губ, ногтевых валиков). Синоним – *синюха* (англ. cyanosis).

**Цианобактерии.** От греч. kyanos – *лазурный* и bacteria – *палочка*. Прокариоты с растительным типом метаболизма, осуществляющие фотосинтез с выделением молекулярного кислорода (O<sub>2</sub>)\* (кислородные

фототрофы). Представляют собой древнейшие фотосинтезирующие организмы на Земле, содержащие водорастворимые пигменты, входящие в состав белковых комплексов фикобилинпротеидов (см. **Фикобилинпротеиды**). У некоторых нитчатых цианобактерий в условиях недостатка связанного азота часть вегетативных клеток дифференцируется в специализированные клетки *гетероцисты* (см. **Гетероцисты**). При дефиците энергии и источников питания вегетативные клетки также способны дифференцироваться в споры (*акинеты*) или *гормогонии*, служащие для выживания (см. **Акинеты**, **Гормогонии**, **Цианотоксины**). В горячих источниках цианобактерии могут образовывать бактериальные маты. Встречаются также колониальные формы в виде шаровидных слизистых скоплений бактерий, в которых осуществляется кооперативное взаимодействие между микроорганизмами различных метаболических типов. Цианобактерии считаются основными CO<sub>2</sub>-фиксирующими бактериями водных экосистем.

\*Цианобактерии – виновники появления атмосферного кислорода на Земле. Они сделали атмосферу Земли опасной, ускорив эволюцию тех организмов, которые смогли выжить, научившись использовать кислород для получения энергии (кислород, как конечный акцептор электронов в окислительно-восстановительных реакциях).

**Цианокобаламин.** От греч. *куанос* – *лазурный*, кобальт\* и амин. Витамин B<sub>12</sub>. По химической структуре представляет собой сложное полициклическое соединение – альфа-(5,6-диметилбензимидазолил), содержащее в центре молекулы атом кобальта, к которому присоединена CN-группа (т. е. относится к эндогенным цианидам). Витамин B<sub>12</sub> обладает свойствами фактора роста и оказывает на многие органы (печень, ЦНС) сложное метаболическое, а на костный кроветворный мозг и гемопоэтическое действие. В печени превращается в кофермент – *аденозилкобаламин*, или *кобамид* и входит в состав многих ферментов (в частности в состав редуктазы, восстанавливающей фолиевую кислоту в тетрагидрофолиевую кислоту) (см. **Фолиевая кислота**). Кобамид необходим для переноса одноуглеродистых фрагментов (в частности, метильных групп), поэтому он участвует в синтезе дезоксирибозы, креатина, метионина, холина и в реакциях превращений многих других соединений. Способствует созреванию эритроцитов и накоплению в них соединений, содержащих сульфгидрильные группы.

Клетки тонкого отдела кишечника несут на поверхности рецепторы, связывающие цианокобаламин, в результате чего витамин транспортируется через клеточную мембрану. Интересно отметить, что разрабатываются методы транспортировки белковых лекарственных соединений путём “пришивки” их к молекулам витамина B<sub>12</sub>.

\*Растворы кобаламина имеют розово-красный цвет.

**Цианотоксины.** От названия *цианобактерий* и греч. *toxikon* – *яд*. Токсины, выделяемые цианобактериями во время массового цветения водоёмов. Подразделяются на *гепатотоксины* и *нейротоксины*, поражающие,

соответственно, печень и нервную систему млекопитающих. К ним относятся очень устойчивые к кипячению и хлорированию воды циклические пептиды *микроцистин* и *нодуларин* (по названию родов токсичных цианобактерий) – канцерогены и гепатотоксины, приводящие к циррозу и раку печени. Более редкие нейротоксины – *анатоксины* и *сакситоксины* относятся к алкалоидам и поражают нейромышечные синапсы (см. **Цианобактерии**).

**Циатий.** От лат. *cyatium* – *бокальчик*. Тип соцветия у молочайных растений.

**Цибетон.** Пахучий мускусный продукт *циветы* (виверры, например, индийской виверры, *Viverra zibetha*), откуда и получило своё название (см. **Мускус, Феромоны половые**).

**Циказин.** Потенциально опасное вещество, содержащееся в орехе саговника (цикадопсиды, *Cycadopsida*, откуда и произошло название), которое в кишечнике животного с нормальной кишечной флорой превращается в канцерогенное соединение.

**Циклины.** От греч. *kuklos* (лат. *cycle*) – *круг* и **protein** – *белок*. Белки – субъединицы регуляторных комплексов пролиферации клеток, взаимодействующие с соответствующими киназами (циклин-зависимыми киназами). Синтез циклинов изменяется циклически в течение клеточного цикла (откуда и возникло название). Различают циклины, обеспечивающие прохождение G<sub>1</sub>-периода и циклины митотические.

**Циклогексимид.** Антибиотик (ингибитор трансляции), подавляющий элонгацию биосинтеза белка на эукариотических рибосомах (исключая митохондриальные рибосомы). Используется только в экспериментальной лабораторной практике.

**Циклодепсипептиды.** Циклические пептиды, состоящие из аминокислот, соединённых *депсидными* связями, откуда и произошло название (см. **Депсиды**). Физиологическая роль этих веществ связана с их способностью избирательно транспортировать вещества через плазматическую мембрану, например, *валиномицин* транспортирует ионы K<sup>+</sup>. Некоторые обладают свойствами антибиотиков.

**Циклоз.** От греч. *kuklos* – *круг*. Направленные течения (потoki) цитоплазмы, её круговое движение в клетках, которое, как считается, зависит от функционирования микротрубочек. Циклоз приводит к определённой группировке (формированию скоплений) находящихся в цитоплазме телец, например, *гемосидерина*. С циклозом также связывали транспорт ассимилятов (фотосинтатов) в растениях. Однако эта проблема до сих пор не разрешена.

**Циклоидный.** От греч. *kuklos* – *круг, колесо* и *eidos* – *сходство, вид*. Циклоидная чешуя, характерная для большинства видов костистых рыб, сформированная годичными кольцами в виде неправильной формы концентрических окружностей. Имеет мезодермальное происхождение.

**Цикломерия.** От греч. *kuklos* – *круг* и *meros* – *часть*. Радиальная сегментация тела у кишечнорастных животных.

**Цикломорфоз.** От греч. *kuklos* – *круг*, *morphe* – *форма* и *-osis* – *состояние*. Сезонная смена поколений у одного вида животных, отличающихся друг от друга по морфологическим признакам. Так, например, у дафний форма и величина карапакса закономерно изменяются в соответствии с сезонными различиями среды обитания.

**Циклопептиды.** Физиологически активные пептиды, имеющие циклическое строение. К ним относятся многие антибиотики, образуемые микроорганизмами, например, грамицидин и тироцидин, а также 10 токсинов бледной поганки (*Amanita phalloides*), из которых самый ядовитый  $\alpha$ -аманитин. К циклопептидам относятся и некоторые гормоны животных и человека, такие как *вазопрессин* и *окситоцин*.

**Циклопия.** От имени древнегреч. мифического одноглазого великана *Kyklops* (Циклоп) и *-ia* – *условия*. Порок развития человека и животных, характеризующийся наряду со многими морфологическими отклонениями, также и одноглазием.

**Циклосома.** От греч. *kuklos* (лат. *cycle*) – *круг* (циклин) и *soma* – *тело*. Сложный белковый комплекс убиквитин-зависимых протеолитических ферментов (см. **Убиквитин**), обеспечивающий разрушение циклинов, инициацию анафазы и выход клетки из митоза. Этот комплекс получил также название APC (*anaphase promoting complex*). Первоначально в гипотезе автономного осциллятора этот комплекс был известен как *анти-MPF* – фактор, разрушающий MPF, и необходимый для завершения митоза (см. **Анти-MPF**).

**Циклоспорин (циклоспорин А).** Фармакологический препарат – циклический полипептидный антибиотик\*, у которого 7 из 11 аминокислотных остатков метилированы по азоту. Первоначально применялся как противогрибковый агент, но позднее у него были обнаружены выраженные иммуносупрессивные свойства. Как иммунодепрессант и цитостатик широко применяется для предотвращения отторжения трансплантированных тканей и органов, а также для лечения аутоиммунных заболеваний, поскольку его действие направлено против активированных лимфоцитов. Механизм действия связан с ингибированием митохондриальных пор\*\*, а также с подавлением активности гена, кодирующего интерлейкин-2 (циклоспорин ингибирует синтез IL-2 и его рецептора, тем самым, предотвращая активацию Т-лимфоцитов). В результате циклоспорин способствует выживаемости клеток после ишемии. В то же время применение циклоспорина чревато серьезными нефротоксическими осложнениями, поскольку он приводит к падению уровня кальций-связывающего белка *калбиндина*, в результате чего происходит кальцификация почечных канальцев (см. **Калбиндин**). Подобным циклоспорину механизмом действия обладает *такролимус*; он более мощный иммуносупрессор, но вызывает и больше побочных эффектов.

\*В эту группу также входят грамицидин С, тироцидины и полимиксины.

**\*\*Ингибирует** порообразование и изменение мембранной проницаемости митохондрий (см. также **Апоптоз**).

**Циклофилины.** От лат. *cyclus* < греч. *kuklos* – *круг*, *philia* – *склонность* и *protein* – *белок*. Семейство белков-ферментов, вызывающих изменения в конформации остатков пролина в белках, в том числе в гистонах (входят в состав комплексов, модифицирующих гистоны). Другими словами, ферменты изомеризации пролина (пролин-изомеразы), к которым относятся также семейства белков Pin1 и FKBP (FK506-связывающие белки). Эти белки участвуют в процессах регуляции клеточного цикла, транскрипции и сплайсинге.

**Цилиарное тело глаза.** От лат. *cilia* – *ресницы*. Структура глаза (ресничное тело) наземных позвоночных и человека, преобразующее сыворотку крови во внутриглазную жидкость.

**Цилиарные клетки.** От лат. *cilia* – *ресницы*. Светочувствительные рецепторные клетки у большинства организмов, отвечающие за не зрительное восприятие света и обеспечивающие контроль за циркадными (дневными, или околосоуточными) ритмами (см. **Циркадные ритмы**, **Эпифиз**). В то же время в глазах позвоночных животных цилиарные клетки (фоторецепторы цилиарного типа), расположенные в сетчатке глаза, обеспечивают зрительное восприятие (см. **Рабдомерические клетки**).

**Цилиарный.** От лат. *cilia* – *ресницы*. Ресничный (реснитчатый). 1. Относящийся к реснице (англ. *eyelash* – *ресничка*). 2. В другом значении, относящийся к волосовидному, подвижному выросту клеточной поверхности, содержащему девять пар периферических и две центральные микротрубочки (например, у клеток реснитчатого эпителия воздухоносных путей).

**Цилиарный нейронный фактор.** От лат. *cilia* – *ресницы*. Фактор, защищающий (поддерживающий) в жизнеспособном состоянии двигательные и сенсорные нейроны ЦНС.

**Цилиата.** От лат. *cilium* – *ресничка*. Ресничные инфузории (например, *Paramecium*), класс животных типа Protozoa. Представители класса также могут иметь структуры, производные от ресничек – *цирры*, или *мембранеллы*.

**Цилиатура.** От англ. *ciliature* < лат. *cilia* – *реснички*. Ресничный покров.

**Цимарин.** От лат. *сума* (*сумае*) – *молодой побег капусты*. Гликозид, содержащийся в корнях кендыря\* (*Trachomitum*) коноплевого.

\*Род многолетних трав или полукустарников семейства кутровых.

**Цимозные соцветия.** От англ. *sumose* < греч. *кума* – *волна, волнение* и *-osis* – *состояние*. Соцветия, при развитии которых апикальные меристемы на вершине каждой оси образуют цветки. У многолетних растений соцветия отмирают после того, как на них созреют плоды. Синонимы – *симподиальные соцветия*, *полузонтичные*.

**Цимоиды.** От греч. кума – волна, волнение и eidos – сходство, вид. Сложные соцветия, ветвящиеся *симподиально*, с плохо выраженной главной осью. Верхушечный рост у них ограничен, потому что на апексе главной оси рано образуются цветки. В зависимости от числа осей различают три типа цимоидов: *монохазий*, *дихазий* и *плейохазий*. Синонимы – *верхоцветные* или *закрытые* соцветия.

**Цинародий.** От лат. *cynarrhodium* < *cinara* (*cynara*) – артишок (греч. *axinara*). Многоорешковый (сборный) плод розы и некоторых других растений. В цинародии отдельные орешки располагаются на внутренней поверхности разросшегося кувшинковидного цветоложа.

**Цинга (англ. scurvy).** Заболевание, обусловленное дефицитом в пище витамина С (аскорбиновой кислоты). Характерны слабость, истощение, анемия, отёки, разрыхление эпителия дёсен с образованием язв и кровотечения. Патогенез заболевания связан с нарушением синтеза соединительнотканых белков (коллагенов). Синоним – *скорбут* (лат. *scorbutus*) (нем. *Skorbut* < слав. *skrobota* – *изъязвлённый рот*) (см. **Аскорбиновая кислота**). От цинги больше всех страдали моряки в дальних плаваниях. Средство от неё – лимонный сок – нашёл английский натуралист (ботаник) Бэнкс, принимавший участие в первой экспедиции Джеймса Кука на корабле “Индевор” в 1768–1771 гг. С тех пор английские корабли стали снаряжаться лимонами, а английские моряки получили прозвище “лимонники”. Справедливости ради следует сказать, что Кук взял с собой запас квашеной капусты. В дальние экспедиции также брали солод и готовили из него сусло.

**Цинеральный.** От англ. *cinereous* (*cinerea*) < лат. *cinereus* (*cenerium*) – *пепельного цвета, серый (серое вещество)*. Относящийся к серому веществу головного и спинного мозга.

**“Цинковые пальцы”.** Важная группа ДНК-связывающих белков – регуляторов транскрипции. Содержат характерный домен, включающий два цистеиновых и один гистидиновый остаток, связывающие ион цинка ( $Zn^{2+}$ ) таким образом, что расположенная между ними полипептидная последовательность образует петлю, похожую на палец, в связи с чем, белки и получили своё название *zinc finger proteins* – “цинковые пальцы”. Эти белки своими “цинковыми пальцами” узнают и связываются каждый со своей определённой последовательностью ДНК, например, GCGTGGGCG, проявляя активность только в присутствии ионов  $Zn^{2+}$ . В клетках человека образуется примерно 2,5 тысячи типов белков, несущих “цинковые пальцы”.

В настоящее время генные инженеры включили в арсенал своих инструментов искусственно созданные цинк-содержащие белки, специально сконструированные для связывания с определёнными последовательностями ДНК. Так, созданы наборы нуклеаз с “цинковыми пальцами”, которые разрезают ДНК в заданном месте (в целевом сайте-мишени), например, для получения клеток Т-хелперов с делетированным геном, кодирующим цитокиновый рецептор CCR5, для лечения ВИЧ-

инфекции. Новые “цинковые пальцы”, содержащие такие *эффекторы* нуклеазы, получили название TALEN (“целевые эндонуклеазы”). С их помощью исследователи могут “включить” или “выключить” любой ген в живом организме.

**Ципринодонты.** От лат. *cyprinus* – *кари* и греч. *odontos* – *зуб*. Карпозубые рыбы.

**Циприноидный.** От лат. *cyprinus* – *кари* и греч. *eidos* – *сходство*. Например, *циприноидный* тип семенников у костных рыб отличается наличием семенных канальцев, которые сильно извиваются в различных плоскостях. Такие семенники имеют округлые края и выводной проток, который располагается в верхней части органа. Циприноидные семенники характерны для карповых, сомовых, тресковых, щуковых и других отрядов рыб (см. **Перкоидный**).

**Циприсовидная личинка.** От названия рода усоногих ракообразных *Cypris*\*. Последняя личиночная стадия развития усоногих ракообразных рода *Cypris*, следующая за науплиусом и превращающаяся в зрелого усоногого рака.

\*От лат. *Cypris* – Киприда, эпитет Венеры.

**Циркадные ритмы (биоритмы).** От лат. *circa* – *вокруг, около* и *dies* – *день*. Термин, обозначающий ритмы биологической активности, период которых равен или близок к 24 часам (суткам) и подчиняющиеся циклам смены дня и ночи, вызванным вращением Земли. Давно известно, что очень многие организмы от “примитивных”\* до человека обладают своеобразными внутренними часами, ход которых в течение суток синхронизирован со сменой дня и ночи. *Циркадные* биоритмы определяют периодичность в изменении поведения, протекания физиологических функций и метаболизма, близкую к суточной. Примеры циркадных ритмов весьма многочисленны и многообразны. Так, у человека под влиянием внутренних ритмов температура тела повышается к 7 часам вечера и падает до минимальной к 4 часам утра. По утрам секреция кортизола (гормона стресса) в 10–20 выше, чем ночью. К 7–8 часам утра прекращается секреция мелатонина и начинается после 9 часов вечера. К циркадным ритмам относятся ритмы, регулирующие смену циклов сна и бодрствования (так называемые “биологические часы”). У многих видов можно добиться изменения суточных ритмов путём извращения светового режима (свет ночью и темнота днём), хотя устойчивость ритмов может сохраняться в течение нескольких суток или даже месяцев. Расстройство нормального суточного биоритма, связанное с частыми перелётами в другие часовые пояса Земли, в английской литературе называется “jet lag”. Проявляется повышенной утомляемостью.

В 2017 г. американским учёным Джеффри Холлу (Jeffrey C. Hall), Майклу Росбаху (Michael Rosbach) и Майклу Янгу (Michael W. Young) была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине за открытие молекулярных механизмов, контролирующих циркадные биоритмы. Открытие было сделано на дрозофиле, у которой Холл

и Росбаш ещё в 1984 г. обнаружили ген, названный *period*, а затем выделили кодируемый им белок *PER*, уровень которого ритмически изменяется (осцилирует) в течение суток\*\*. Было сделано предположение, что регуляция активности гена *period* осуществляется его собственным белком по принципу механизма обратной связи и синхронизируется суточным ритмом изменения освещённости. В 1994 г. Янг открыл ген, получивший название *timeless* (“несвоевременный”), продукт которого белок ТИМ, связываясь с белком *PER*, позволяет ему проникать из цитоплазмы в ядро и подавлять активность собственного гена. Физиологически у человека главными водителями циркадных ритмов (суточным пейсмейкером, или таймером) считаются два кластера нервных клеток, расположенные в гипоталамусе, в центре, названном *супрахиазматическим* ядром (СХЯ) (от лат. *supra* – *сверху*, *сверх* и греч. *chiasmus* – *перекрест*, *крестообразный*, подобно букве  $\chi$ ). Эти центры, изменяя активность многих физиологических систем, сообщают также **эпифизу** (“шишковидной железе”), когда нужно включать или прекращать синтез **мелатонина**. Активность клеток СХЯ, в свою очередь, зависит от информации, поступающей от специальных *ганглийных* (ганглиозных, ганглионарных) клеток сетчатки, чувствительных к уровню освещённости (см. **Ганглионарные светочувствительные клетки глаза, Цилиарные клетки**). У мух, мышей и человека кроме генов *period* и *timeless* обнаружены ещё два гена, управляющие суточными ритмами, и их периодическая активность характерна не только для клеток СХЯ, поэтому считается, что и в других органах есть свои собственные осцилляторы (см. **Мелатонин, Меланопсин, Эпифиз**).

\*В сентябре 2017 г. (*Current Biology*) американскими учёными из Калифорнийского технологического института (Caltech) было сообщено, что медуза *Cassiopea* – древнейшее существо из многоклеточных, известное из Венда\*\*\*, и имеющее нервную систему диффузного типа, реагирует на смену дня и ночи сменой бодрствования и покоя. Другими словами, медуза ночью попросту спит.

\*\*Ещё до Холла и Росбаша были известны мутантные мушки дрозофилы, у которых нарушен ход циркадных ритмов.

\*\*\*Эокембрия, начало которого оценивается давностью в  $690 \pm 20$  млн. лет.

В состоянии полной сенсорной депривации циркадные ритмы человека стремятся к 25 часам. Интересно отметить, что такую продолжительность имеют сутки на Марсе.

**Циркуляция.** От лат. *circulatio* < *circum* – *круг*. Движение, ведущее к исходной точке, т. е. движение по кругу. Циркуляция крови, плацентарная циркуляция, экстракорпоральная циркуляция (искусственное кровообращение).

**Циркумцизия.** От лат. *circum* – *круг*, *вокруг* и *incisio* – *надраз*, *разрез* > *circumscido* – *режу по кругу*. Медицинский термин, обозначающий процедуру обрезания (кольцевого обрезания) крайней плоти у мальчиков

по медицинским показаниям (см. **Фимоз**) или в угоду национальных и религиозных традиций\*. Синоним – *перитомия*.

\**Циркумцизия* принята у арабов (мусульман) и иудеев. У мусульман обряд обрезания называется *суннат*. Мусульмане и иудеи переняли, в свою очередь, этот обычай у египтян. Древнегреческий историк Геродот отмечал, что "только три народа на земле подвергают себя обрезанию: колхи, эфиопы и египтяне". Обычай пришел из глубокой древности и был связан с заменой жестоких кровавых жертвоприношений на более мягкие культовые обряды. Считается, что первое обрезание израильтян, которые родились уже после исхода из Египта, провёл израильский полководец Иисус Навин в местечке "Галгал" (по-еврейски "Галгал" означает "каменный круг", или "вальцовое место").

В Полинезии до сих пор практикуется "субинцизия" – надрезание передней части крайней плоти без её удаления.

**Циркумпаллиальный.** От лат. *circum* – *круг, вокруг* и *pallium* – *покрывало, покров, полог*. Располагающийся вокруг мантии, например, циркумпаллиальная артерия у двустворчатых моллюсков.

**Циркумпальмональный синус.** От лат. *circum* – *круг, вокруг*, *pulmo* – *лёгкое* и *sinus* – *изгиб, извив, пазуха*. Полостная структура лёгкого (лёгочных мешков) у пауков.

**Цирри (цирры).** От англ. *cirri* – *усик* < лат. *cirrus* – *хохолок, бахрома, локон, завиток*. 1. Соединение соседних ресничек в виде кисточки у ресничных простейших (у сложно организованных инфузорий). Этот ресничный комплекс в области ротового аппарата (иначе, предротовой комплекс) у инфузорий облегчает поглощение пищи (см. **Тетрахимениум**). 2. Многочисленные подвижные отростки, служащие для передвижения по субстрату и временному прикреплению к нему у бесстебельчатых морских лилий (иглокожих).

**Цирроз.** От др. греч. *kirrhos* – *рыжий* (англ. *tawny* – *рыжевато-коричневый*). Бугристое фиброзное уплотнение какого-либо органа (чаще речь идёт о печени) с изменением цвета органа. Действительно, при этом хроническом деструктивном заболевании печени изменяется её внешний вид; поверхность становится зернистой, мелкобугристой и приобретает желтовато-красный оттенок, обусловленный задержкой желчи и стазом (остановкой) циркуляции крови. *Цирроз* – прогрессирующий воспалительный процесс в печени, характеризующийся диффузным поражением клеток печеночной паренхимы, обусловленный фиброзом с одновременным образованием узлов регенерации и нарушением нормальной архитектоники органа, приводящей к ухудшению циркуляции крови. Для цирроза характерны желтуха, портальная гипертензия, а на конечной стадии болезни – асцит. Цирроз может быть вызван различными причинами. Клинически цирроз подразделяют на *алкогольный, билиарный, сердечный (псевдоцирроз), холангиолитический, жировой, токсический, некротический, постнекротический и постгепатитный* (см. **Фиброз**).

**Циррус.** От лат. *cirrus* – *хохолок, локон, завиток*. 1. Клок (пучок) волос, бахрома. 2. Щупальце у полипов. 3. Мужской совокупительный орган, соединённый с семявыносящим каналом у плоских червей. 4. Хохолок у птиц. 5. Чёлка у лошади. 6. Кисточка или усик у растений.

**Циртоподоциты.** От греч. *kurtos* – *корзинка*, *podos* – *нога* и *kytos* – *клетка*. Булавовидные корзинчатые клетки со жгутиками и тонким канальцем внутри, образующие подоцитообразные выросты, которыми они контактируют со стенками кровеносных сосудов. Эти клетки входят в состав органов выделения – нефридиев у кольцецов и ланцетника (см. **Циртоциты**). Синоним – *соленоциты*.

**Циртоциты.** От греч. *kurtos* – *корзинка* и *kytos* – *клетка*. Корзинчатые клетки выделительных органов протонефридиев, осуществляющих фильтрацию у низших полихет и полухордовых (ланцетника). В центре сложно устроенного корзинчатого аппарата у таких клеток располагается жгутик. Жгутик своим биением загоняет в полость канальца нефридия тканевую жидкость (см. **Протонефридии**).

**Цирцинатный.** От лат. *circinatio* – *окружность, круг, круговорот*. Буквально, *кольцевидный, круговой, имеющий форму круга*. Например, *цирцинатная* ретинопатия, которая характеризуется образованием полосы белого экссудата вокруг макулы сетчатки.

**Цис-активный локус.** От лат. *cys* – *по эту сторону*. Локус, некодирующий белок, и влияющий на функционирование последовательностей ДНК, расположенных с ним в одной и той же молекуле.

**Цис-зона аппарата Гольджи.** От лат. *cys* – *по эту сторону*. Проксимальные к ЭПР участки аппарата Гольджи, обозначаемые как ЭПР-АГ. Иначе, промежуточный компартмент (ERGIC), или везикулярно-тубулярная группа (VTC). Вакуоли, отделившиеся от ЭПР в этой зоне, покрыты окаймляющим слоем белков (группа COP II), аналогичных клатриновому слою эндосом (см. **Клатрин**). Покрывающие белки COP II связаны с мембраной через специфический для каждого типа мембран рецептор с помощью белка Sar 1p – малой ГТФазой.

**Цис-положение.** От лат. *cys* – *по эту сторону*. Термин для обозначения фазы сцепления генов. *Цис-положение* генов, при котором два сцепленных гена находятся в одной гомологичной хромосоме (в одном гомологе).

**Цис-регуляторные элементы (Cis-элементы).** Регуляторные элементы, расположенные рядом, примыкающие к кодирующей области.

**Циста.** От лат. *cista* < греч. *kystis* – *пузырь (ящик)*. Плотная наружная оболочка у многих беспозвоночных, а также форма существования самих низших организмов (простейших одноклеточных и низших растений, а также некоторых беспозвоночных животных), приспособленная для переживания неблагоприятных условий внешней среды. Организм в состоянии *цисты* покрыт плотной защитной оболочкой и находится в состоянии покоя. Процесс образования цисты – *инцистирование*.

У простейших (например, у инфузорий) возможно бесполое размножение в состоянии цисты и происходит оно митотическим путём по типу дробления, т. е. без предварительного роста делящихся клеток.

**Цистиноз.** От названия аминокислоты *цистеин* и *-osis* – *состояние*. Редкое заболевание человека, связанное с избыточным образованием в организме *цистеина*, приводящее к повреждению печени, почек и других органов.

**Цистицерк.** От греч. *kystis* – *пузырь* и *kerkos* – *хвост*. Личиночная стадия развития ленточных червей цестод (цепней, солитёров) (*Taenidae*) – финна с одной головкой (сколексом), ввёрнутой в полость пузыря. Наиболее опасны для человека цистицерки, развивающиеся в мышцах свиней и крупного рогатого скота (см. **Цистицеркоз**).

**Цистицеркоз.** От *цистицерк* и греч. *-osis* – *состояние*. Инвазия личинками паразитических ленточных червей. При *нейроцистицеркозе* личинка ленточного червя попадает в головной мозг (см. **Инвазия, Цистицерк**).

**Цистицеркоид.** От греч. *kystis* – *пузырь*, *kerkos* – *хвост* и *eidos* – *сходство, вид*. Промежуточная стадия развития некоторых ленточных червей (цестод) – *финна*, состоящая из туловища с ввёрнутой головкой и хвостом.

**Цистогония.** От греч. *kystis* – *пузырь* и *gonia* – *рождение*. Процесс превращения свободной церкарии в адолескарию. Последняя попав в тело окончательного хозяина (копытные, человек) развивается в половозрелого червя (см. статьи **Адолескария** и **Церкария**).

**Цистрон\***. От англ. *cistron*. Функциональная генетическая единица, соответствующая специальным эмпирическим критериям. Другими словами, цистрон – активная единица генома, кодирующая отдельный полипептид. Цистрон представляет собой ген, определяемый с помощью *цис-транс-теста\*\** (комплементационного теста, который позволяет определять ген, независимо от биохимической информации). Другими словами, *цистрон* – неделимая генетическая единица (фрагмент, участок, отрезок хромосомы или хромосомной ДНК) на генетической карте, кодирующий определённую биохимическую функцию или точнее, участок, отвечающий за синтез одной полипептидной цепи (см. **Группа комплементации, Ген**).

\*Устаревший термин, эквивалент термина *ген*.

\*\*Откуда и произведено название.

**Цитастер.** От греч. *kytos* – *клетка* и *aster* – *звезда*. Клеточная структура, возникающая в зоне клеточного центра и демонстрирующая первые признаки появления в клетке микротрубочек, а также микротрубочек, плюс-концы которых, растущие во все стороны, не заканчиваются на кинетохорах хромосом. Представляет собой центр первичной нуклеации микротрубочек. Проявляется в виде радиально отходящих от centrosомы лучей, сформированных *астральными* микротрубочками (у большинства позвоночных животных их образует

до 600–750 штук, из которых до 40 % заканчиваются на кинетохорах хромосом)\* (см. **Ахроматиновая фигура**, **Нуклеация**, **Центросомы**). У цветковых растений, например, лилии нет ни цитастера, ни центросомы, ни центриолей, характерных для животных клеток. Синонимы – *астер*, *звезда*.

\*Такие микротрубочки называются *нитьями кинетохора*.

**Цито (Cyto)**. Медицинский и аптекарский термин, обозначающий указание на срочную работу. Сделать что-то “цито” – сделать быстро, немедленно.

**Цитогены**. От греч. *kytos* – *клетка* и *genan* – *порождать*. Синтетические препараты пептидов (2–4 аминокислотных остатка), использующиеся как тканеспецифические регуляторы генной активности, комплементарно взаимодействующие с ДНК (см. **Цитомедины**).

**Цитогония**. От греч. *kytos* – *клетка*, *gone* – *семя* и *-ia* – *условия*. Основной процесс размножения путём простого деления клеток, или размножение одиночными клетками.

**Цитодиерез**. От греч. *kytos* – *клетка* и лат. *dierectum* < (*dis* + *erigo*) – *растянутый*. Процесс деления цитоплазмы, протекающий в конце митоза. Синонимы – *цитокинез*, *цитотомия*.

**Цитоз**. От греч. *kytos* – *клетка* и *-osis* – *состояние*. Общее название различных способов поглощения клеткой веществ и частиц из внеклеточной среды и их выделения из клетки в результате изменения структуры, формы и размеров плазмалеммы (см. **Эндоцитоз**).

**Цитозоль**. От греч. *kytos* – *клетка* и нем. *Sol* < лат. *solvo* – *освободить*. Неосаждаемая при ультрацентрифугировании фракция матрикса цитоплазмы, содержащая очень лёгкие структуры, такие как актиновые микрофиламенты. В цитозоле протекают процессы гликолиза и синтеза жирных кислот. Маркёром цитозоля служит фермент *лактатдегидрогеназа*, регулирующая взаимные превращения пирувата (пировиноградной кислоты) и лактата (молочной кислоты) в процессе метаболизма глюкозы в клетке.

**Цитокинез**. От греч. *kytos* – *клетка* и *kinesis* (*kinema*) – *движение*. Процесс клеточного деления (деления цитоплазмы). Синонимы – *цитодиерез*, *цитотомия*.

**Цитокинины**. От греч. *kytos* – *клетка* и *kinema* – *движение*. Фитогормоны, стимулирующие клеточное деление (необходимы, как и *гиббереллины* на стадии развития гипокотилия (зародышевого стебелька)). С химической точки зрения представляют собой производные *аденина*.

**Цитокины**. От греч. *kytos* – *клетка* и *kinema* – *движение*. Термин первоначально употреблялся для общего названия физиологически активных веществ, секретирующихся различными клетками иммунной системы\* и влияющих на рост или изменяющих поведение других клеток. В эту группу входили также медиаторы (хемокины), участвующие в развитии иммунного ответа и вызывающие реакцию воспаления.

В настоящее время под термином “движение” понимается не столько механическое перемещение клеток и цитокинез, как завершающая стадия деления клеток, сколько непрерывная кинетика каскадных регуляторных реакций, протекающих в организме. Интересно отметить, что греческое слово “kin” означает также *родственный, подобный*, что указывает на выработку различными клетками сходных (если не идентичных) регуляторных веществ. Например, хорошо известно, что клетки нервной и иммунной систем, различающиеся по происхождению, фенотипу и паттерну (по набору, по образцам и стилям) экспрессирующихся генов, вырабатывают одинаковые регуляторные молекулы, благодаря чему происходит сопряжение болевой чувствительности и иммунологической реактивности. Номенклатура цитокинов в настоящее время уже очень значительна и продолжает пополняться. В неё включают нейропептиды, трофические факторы, иммуномодуляторы и факторы роста. Самая многочисленная группа цитокинов – *интерлейкины* (см. **Интерлейкины**). Они различаются по клеткам-продуцентам, функциональной активности и молекулярным характеристикам. Группа цитокинов включает в себя также *лимфокины* и *монокины* – медиаторы, продуцируемые лимфоцитами и клетками моноцитарно-макрофагальной системы. Многие инфекционные агенты, включая вирусы геморрагических лихорадок (например, вирус Эбола, вирус лихорадки денге), а также вирус Эпштейна-Барр, инфицируя макрофаги, порождают вызванный ими “*цитокиновый шторм*”, что может приводить к кровоизлияниям в самых разных органах и тканях. Считается также, что цитокины, связываясь с рецепторами головного мозга, могут приводить к выраженной (крайней по степени) постинфекционной утомляемости, а также к неврологическим и когнитивным расстройствам.

\*В первую очередь, макрофагами и дендритными клетками.

**Цитолиз.** От греч. *kytos* – *клетка* и *lysis* – *разложение, растворение*. В буквальном смысле, цитолиз – растворение и гибель клетки с потерей всех её морфологических признаков. Обеспечивается за счёт активации лизосомных ферментов. В многоклеточном организме может протекать как нормальный процесс элиминации ненужных или старых клеток (например, при метаморфозе), или как дегенеративный патологический процесс.

**Цитолизины.** От греч. *kytos* – *клетка*, *lysis* – *разложение, растворение* и *protein* – *белок*. 1. Термин, относящийся к любым веществам, способствующим растворению клеток. 2. Иммуноглобулины с цитотоксическим характером действия, которое проявляется только в присутствии комплемента (иммунный цитолиз лежит в основе реакции связывания комплемента). Цитолизины подразделяются по типу клеток, на которые направлено их действие.

**Цитология\***. От греч. *kytos* – *вместилище (клетка)* и *logos* – *наука*. Наука, изучающая структуру, функции и эволюцию клеток. Первоначально термин появился благодаря наличию у растительных клеток оболочки, поскольку по-гречески слово “*kytos*” означает *оболочка, покров* или даже *панцирь*. Прототипом клеток, давших название, были клетки растительной

*перидермы*, т. е. клетки пробки. Отсюда и появились термины: *клетка* (ячейка, cell), *цитоплазма* и *цитология*.

\*Считается, что начало развитию цитологии как самостоятельного раздела биологии положил немецкий биолог и эмбриолог Оскар Гертвиг (O. Hertwig, 1849–1922) публикацией в 1892 г. своей монографии “Клетка и ткани”, которая в последующих изданиях выходила под названием “Общая биология”.

**Цитомедины.** От греч. *kytos* – *клетка* и лат. *media* (medium) – *посредничающий*. Короткие пептиды (2–4 аминокислотных остатка) – тканеспецифические пептидные биорегуляторы. Пептиды получают из всех органов: тимуса, эпифиза, плаценты, бронхов, сердца и т. д. Например, *эпиталон* – препарат пептидов эпифиза восстанавливает уровень мелатонина, тем самым, способствуя продлению жизни, а *ретиноламин* активизирует процессы восстановления сетчатки (стимулирует стволовые клетки глаза).

**Цитопемпсис (cytopempsis)\*.** От греч. *kytos* – *сосуд, клетка* и *remphix* – *пузырь*. Процесс миграции (транслокации) через клетку эндоцитозных пузырьков с последующим *экзоцитозом* (выбрасыванием) их содержимого на противоположной стороне клетки. Вариант *трансцитоза* (см. **Трансцитоз**).

\*Название процесса предложил в 1963 г. немецкий цитолог Вольфарт-Боттерман (K. E. Wholfarth-Bottermann, 1963).

**Цитоплазма\***. От греч. *kytos* – *клетка* и *plasma* – *нечто вылепленное*. Содержимое клетки, включающее все элементы, входящие в состав клетки, кроме ядра и клеточной оболочки (плазмалеммы). Составляет главную массу клетки и ведёт себя как вязкоупругий *миксотропный* гель (миксотропная “жидкость”). В цитоплазме протекают процессы морфогенеза клетки и процессы, обеспечивающие её физиологические отправления.

\*Термин был предложен немецким ботаником Эдуардом Страсбургером (E. Strasburger, 1882).

**Цитоплазма основная.** От греч. *kytos* – *клетка* и *plasma* – *нечто вылепленное*. Гомогенная\* составная часть клетки, которая остаётся, если удалить все элементы клетки, видимые под световым микроскопом (микроскопически видимые включения). Состоит из воды и содержит множество растворённых неорганических и органических веществ, включая различные белки (ферменты), промежуточные продукты обмена веществ. Служит средой для их диффузии и местом, где протекают важнейшие метаболические процессы (например, гликолиз и пентозофосфатный цикл, синтез аминокислот и т. д.). Таким образом, *основную цитоплазму* определяют по негативному критерию, т. е. в определении не содержится характеристика самой цитоплазмы, а приводится перечень не входящих в её состав компонентов, для которых она служит только матриксом. Синонимы – *гиалоплазма*, *матрикс-цитоплазма*.

\*При исследовании в электронном микроскопе.

**Цитоплазматические мостики.** Редкий тип контактов между клетками, например, между делящимися бластомерами на ранних стадиях эмбрионального развития, при помощи которых обеспечивается синхронность дробления (работа “осцилляторного механизма”). Цитоплазматические мостики характерны также для сперматоцитов.

**Цитоплазматические признаки.** Признаки, которые находятся под контролем митохондриальных генов.

**Цитопласт.** От греч. *kytos* – *клетка* и *plastos* – *вылепленный*. Безъядерная клетка, полученная в результате *энуклеации*.

**Цитоскелет.** От греч. *kytos* – *клетка* и *skeleton* – *остов, каркас* (высохший). Опорно-двигательная система цитоплазмы эукариотических клеток, представленная нитевидными (волокнистыми), неветвящимися белковыми компонентами (филаментами) – сетью фибрилл. Выделяют три системы филаментов, различающихся по ультраструктуре, химическому составу и функциональным свойствам: актиновые микрофиламенты (4–7 нм), микротрубочки (25 нм) и промежуточные филаменты (10 нм). Цитоскелет отличается большой динамичностью и гибкостью, образующих его “костей”. В формировании цитоскелета участвуют и белки, связанные с плазмалеммой, такие как *спектрины*, *анкирин*, *аддуцин* и белок *полосы 3* эритроцитов, обеспечивающие физическое связывание белков цитоскелета с плазматической мембраной. Показано, что цитоскелет также играет важную роль в расположении интегральных белков в плазматической мембране.

**Цитостатики.** От греч. *kytos* – *клетка* и *states* – *стоящий*. Химические соединения (например, азотистый иприт, аминотиазол, стилбамидин и др.), а также лекарственные препараты, препятствующие протеканию митоза. Синонимы – *цитостатические вещества*, *ингибиторы митоза*, *митотические яды*.

Следует отметить, что использование цитостатиков в клинической практике всегда приводит к поражению кишечника и анаплазии костного мозга, что и ограничивает применение этих терапевтических препаратов. Обусловлено это тем, что опухолевые клетки, против которых и направлены ингибиторы митоза, делятся с меньшей интенсивностью (скоростью), чем клетки нормальных пролиферирующих тканей, которые и оказываются уязвимыми в первую очередь.

**Цитостатический фактор (CSF).** От греч. *kytos* – *клетка* и *states* – *стоящий*. Название фактора, присутствующего в неоплодотворённых яйцах земноводных\* и поддерживающего высокий уровень MPF, защищая его от анти-MPF. В результате фактор блокирует яйцеклетку в метафазе второго мейоза (см. **MPF**, **Анти-MPF**). Оплодотворение приводит к инактивации CSF, снижению уровня MPF и включению осцилляторного механизма, регулирующего процесс деления-дробления на протяжении 12-ти циклов, вплоть до стадии средней бластулы. Компонентами CSF являются протоонкогенный белок *Mos* и одна из MAP-киназ,

фосфорилирующая тирозинкиназы Wee1, Mik1 и Myt1, являющиеся негативными регуляторами MPF. Сохраняющийся в результате высокий уровень MPF в клетке препятствует деградации циклинов и завершению мейоза.

\*Впервые обнаружен в яйцах шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*.

**Цитостом.** От греч. *kytos* – *клетка* и *stoma* (*stomatos*) – *рот*. Клеточный рот у жгутиконосцев, представляющий собой фиксированный участок тела клетки или участок “липкой цитоплазмы” (участок, на котором отсутствует пеликула). Часто клеточный рот представляет собой углубление на поверхности клетки (перистом), обычно располагающиеся у основания жгутика, движения которого привлекают в эту область взвешенные частицы. У примитивных форм цитостом располагается на переднем конце тела, а у более высокоорганизованных – смещается на брюшную сторону. Цитостом переходит в клеточную глотку (цитофарингс).

**Цитотоксины.** От греч. *kytos* – *клетка* и *toxikon* – *яд*. Специализированные белки (особые протеазы-*гранзимы*, разрушающие клетки-мишени и белки-*перфорины*, формирующие каналы в их плазматической мембране), продуцируемые цитотоксическими Т-лимфоцитами (см. **Гранзимы**, **Перфорины**).

**Цитотоксические Т-лимфоциты.** От греч. *kytos* – *клетка* и *toxikon* – *яд*. Клетки, специализированные к убийству других клеток (дефектных, заражённых), к антигенам (иммуногенам) которых они активированы (*примированы*). Несут на поверхности CD8 кластеры дифференцировки и Т-клеточные антигенраспознающие рецепторы (TCR), через активацию которых и реализуется их цитотоксичность. Цитотоксический эффект Т-лимфоцитов реализуется путём образования в клетках-мишенях пор при участии особых белков *перфоринов*, с последующей секрецией в клетки специализированных протеаз – *гранзимов*, под воздействием которых индуцируется апоптоз целевых клеток. Синоним – *Т-киллеры*.

**Цитотомия.** От греч. *kytos* – *клетка*, *tomē* – *рассекаю, разрезаю* и *-ia* – *условия*. Разделение клеточного тела после расхождения хромосом в процессе митоза. В клетках животного происхождения *цитотомия* происходит за счёт участия актомиозиновых комплексов, вызывающих образование первичной перетяжки. В клетках растений осуществляется за счёт образования фрагмопласта (первичной клеточной перегородки). Синоним – *цитокинез*.

**Цитотрипсис.** От греч. *kytos* – *клетка* и *tripsis* – *трение* (англ. *friction*). Разрушение клеток механическим путём (растирание). *Гемоцитотрипсис* – механическое разрушение клеток крови.

**Цитотрофобласт.** От греч. *kytos* – *клетка*, *trophe* – *питание* и *blastos* – *росток*. Внутренний слой хорионического трофобласта. Включает базальный слой клеток (камбиальный слой трофобласта) и так называемые *клеточные колонки*, из которых образуются новые ворсинки хориона (см. **Синцитиальный трофобласт**, **Трофобласт**). Во втором триместре

беременности цитотрофобласт синтезирует хорионический гонадотропин, а в третьем – релаксин и соматомаммотропин (см. **Плацента, Плацентарный лактоген человека (ПЛГ), Релаксин, Соматомаммотропин**).

**Цитофарингс.** От греч. *kytos* – *клетка* и *pharynx* (*pharyngos*) – *зев, глотка*. Клеточная глотка у жгутиконосцев и ресничных инфузорий. Представляет собой узкий канал, заканчивающийся в эндоплазме.

**Цитофлуорометрия проточная.** От греч. *kytos* – *клетка*, лат. *fluor* – *течение*, греч. *metron* – *мерка* и *-ia* – *условия*. Метод изучения клеточной пролиферации, основанный на предварительном окрашивании ДНК клеток интеркалирующими флуоресцентными красителями и последующем определении числа меченых клеток в специальном приборе (проточном цитофлуориметре).

**Цитофор.** От греч. *kytos* – *клетка* и *phoros* – *несущий*. Центральная часть специальной гистологической структуры, на которой происходит созревание мужских половых клеток у олигохет (в частности у дождевого червя). Гистологическое развитие сперматозоидов у олигохет включает следующие стадии: фолликул, содержащий сперматогонии → деление сперматогоний → сперматосфера, содержащая 64 сперматоцита первого порядка → сперматосфера из 128 сперматид → сперматосфера, содержащая зрелые спермии.

**Цитохалазины.** От греч. *kytos* – *клетка* и *chalysis* – *расслабление*. Природные пептиды, вырабатываемые плесневыми грибами (*Helminthosporium dermatoidum*), и подавляющие в низких дозах (цитохалазины В и D) полимеризацию актиновых микрофиламентов за счёт специфического связывания с F-актином (его плюс-концом), путём процесса экпирования. В результате цитохалазины препятствуют делению клеток и их подвижности\*. Относятся к группе цитостатиков. Подобным действием обладает *латрункулин А*, а *фаллоидины*, напротив, предотвращают деполимеризацию актиновых микрофиламентов (см. **Латрункулин А, Фаллоидины**).

\*Если в эксперименте цитохалазин тормозит какое-либо движение, то считается, что оно связано с участием актина.

**Цитохромы\***. От греч. *kytos* – *клетка* и *chromos* (*chroma*) – *цвет*. Гемсодержащие ферменты цепи дыхания (компоненты цепи электронного транспорта, ЦЭТ)\*\*. У животных дыхательная цепь включает цитохромы  $b_k$ ,  $b_t$ ,  $c_1$ ,  $c$ ,  $a$  и  $a_3$ , которые входят в состав мультиферментных комплексов, локализованных во внутренней мембране митохондрий. В качестве простетических групп содержат *железопорфирины*, или *гемы*. В центре гема цитохромов находится атом железа, который попеременно окисляется или восстанавливается ( $Fe^{2+}$  или  $Fe^{3+}$ ). По образному выражению английского биохимика С. Роуза (1969 г.) “цепочка цитохромов подобна цепочке баскетболистов, передающих мяч (электрон), неумолимо приближая его к корзине (кислороду)”. Следует отметить, что железосодержащие дыхательные ферменты блокируются цианидами

(точнее, CN-ионом), которые приводят к гистотоксической (тканевой) гипоксии.

\*Гемсодержащие пигменты были описаны К. Мак-Мюнном ещё в 1856 г., и только в 1925 г. Д. Кейлин назвал их *цитохромами*.

\*\*Цепь электронного транспорта устроена таким образом, что предыдущие компоненты дыхательной цепи окисляются последующими переносчиками и, в конце концов, электроны при участии *цитохромоксидазы* переносятся на кислород (конечный акцептор, образующий при присоединении протонов воду).

**Цитрин.** От лат. *citrus* – *лимонное дерево*. Витамин Р (3-рамногликозид кверцетина)\*. Название объединяет ряд веществ, укрепляющих стенки сосудов (капилляров). Недостаток цитрина в пище приводит к нарушению проницаемости сосудов и кровоизлияниям. К группе цитрина относится гликозид *гесперидин*. Синонимы – *рутин*, *кверцитрин* (см. **Рутин**).

\*Гликозид, содержащий сахарный остаток *рутинозы*, который, в свою очередь, состоит из остатков глюкозы и рамнозы.

**Цитруллин.** Диаминомонокарбоновая аминокислота, образующаяся из *орнитина* в цикле мочевины человека и животных. Впервые была найдена в соке плодов арбуза (*citrullus*), откуда и получила своё название. Встречается наследственное нарушение метаболизма *цитруллина*, характеризующееся повышенным содержанием аминокислоты в крови (*цитруллинемия*), моче и ликворе, приводящее в детстве к задержке умственного развития.

Китайцы говорят: “*Мы не слишком сильно отличаемся от птиц и животных, но благородные люди подчёркивают эту разницу*”.

## Ч

*Чем больше познаёшь живую природу,  
тем более невежественным себя ощущаешь.*

**Чагаса болезнь.** Паразитарное заболевание, распространённое в Южной Америке и вызываемое простейшими *Trypanosoma cruzi*. Способ заражения – попадание фекалий насекомых в ротовую полость человека.

**Частицы, распознающие сигнал (SRPs)\*.** Частицы, узнающие сигнальные последовательности в белках, синтез которых происходит только на мембранах шероховатого эндоплазматического ретикулума (ЭПР). Сигнальные последовательности обогащены гидрофобными аминокислотами (содержат 16-30 аминокислот). В состав SRP входит *малая ядерная РНК* с коэффициентом седиментации 7S (7SL-РНК) и шесть различных полипептидных цепей. После связывания SRP с сигнальной последовательностью происходит полная остановка биосинтеза белка

(остановка элонгации полипептидной цепи). Далее SRP связывается со специальным рецептором на поверхности мембраны ЭПР и “заякоривает” рибосому на канальном комплексе, называемом *транслоконом* (см. **Транслокон**). Затем SR-частица отделяется от рибосомы, и первичный сигнальный пептид оказывается в канале транслокона. После этих сложных действий возобновляется синтез пептида, который уже полостью оказывается в полости цистерны ЭПР.

\*От англ. signal recognition particle – *частица распознавания сигнала*.

**Чикунгунья.** Буквально, “сгибающая болезнь”. Вирусное заболевание, вызываемое вирусом *чикунгунья* из семейства Тогавирусов, появившееся в эпидемической форме в 2010 г на Мадагаскаре, а позднее в Африке, на островах Индийского океана и в Индии. Поражает, главным образом, людей, носителей признаков двух рас – негроидной и монголоидной (рассматривается некоторыми специалистами как этническое оружие). Характеризуется сочетанием признаков полиомиелита и гриппа, и поражает митохондрии инфицированных людей (см. **Арбовирусы, Тогавирусы**).

**Чистокровка. Полукровка.** Расхожие термины, сохранившиеся в бытовых представлениях о передаче наследственных признаков ещё со времён господства *теории слитной наследственности* (“доменделевских” представлений), согласно которой наследственный материал представлялся чем-то вроде передававшейся в поколениях гипотетической жидкости. А наиболее известной всем жидкостью тела была кровь. В рамках теории слитной наследственности кровь при скрещивании может смешиваться в любых пропорциях с другой кровью, что и приводит к появлению чистокровных особей или не очень. Однако с помощью этих представлений не удавалось объяснять факты появления у чистопородных животных признаков, отсутствовавших у родителей. Со временем такие животные или растения стали называться *мутантами*.

**Чистые линии.** Организмы, гомозиготные по изучаемым признакам.

**Чужеродное химическое соединение.** Вещество, которое данный организм не может использовать ни для каких метаболических процессов. Зачастую такие вещества часто обладают определёнными токсическими свойствами. Интересно, что в организме животных и человека эволюционно появились системы защиты от чужеродных соединений – ксенобиотиков (см. **Ксенобиотики**). Интересен вопрос: каким же образом природа “могла” предвидеть появление, например, антропогенных загрязнителей? Синоним – “чужеродное вещество”.

**“Чувство кворума” (Quorum Sensing).** От лат. quorum – *которых присутствие достаточно*. Название широко распространённого в бактериальном мире особого вида коммуникации, осуществляемого с помощью обмена химическими сигналами с окружающими “собратьями”, поставляющего бактериям информацию о численности (плотности) их популяции. Другими словами, это название способности

микроорганизмов (бактерий) общаться и координировать своё поведение за счёт выделения химических сигнальных веществ. Когда численность клеток достигает величины “кворума”, микроорганизмы начинают производить особые белки – факторы вирулентности. Эти белки вызывают токсические эффекты в тканях заражённого организма (гибель клеток) и стимулируют образование микробами агрегатов – *биоплёнок*, резко повышающих их устойчивость к антибиотикам, иногда в тысячи раз\* (см. **Бактериальные биоплёнки**). В определённых условиях (нехватка питательных веществ) “чувство кворума” не позволяет бактериям превышать свою численность и останавливает их активность. В результате клетки переходят в состояние пролиферативного покоя и прекращают деление. При этом покоящиеся клетки приобретают повышенную резистентность к различным повреждающим воздействиям и обеспечивают выживаемость популяции. В настоящее время делаются попытки найти способы\*\* прерывания этой коммуникации в бактериальных сообществах, что упростит лечение инфекционных заболеваний (особенно при резистентности микробов к антибиотикам). В принципе, уже на ранних этапах инфекции, если будут найдены и воспроизведены соответствующие сигналы, возможно будет обманывать бактерии и сообщать им, что их уже очень много и пора остановить своё размножение! Синоним – “кворум-сенсинг”.

\*Ещё одним примером этого феномена являются популяционные эффекты у миксобактерий, питающихся другими бактериями, связанные с необходимостью создавать высокую плотность культуры, обеспечивающую высокую локальную концентрацию литических ферментов и антибиотиков. В 2017 г. “чувство кворума” было обнаружено и у бактериофагов  $\phi$ 3T, поражающих сенную палочку *Bacillus subtilis* (см. **Арбитраж**).

\*\*Поиск химических ингибиторов “кворума” и использование “троянского коня” – клеток-мутантов, “слепых к сигналам кворума”. В 2015 г. Бонни Баслер (Принстон, США) и Эверетт Питер Гринберг (Вашингтонский университет, США) получили “азиатскую Нобелевку” (The Shaw Prize) за работы, давшие новые сведения об этом явлении.

**Чума.** От турецк. *džuma* (чжума) – боб, шарик. Чума – это комплексное, тяжелое, острое, скоротечное и смертельное в недалёком прошлом заболевание, распространяющееся в виде эпидемий и даже пандемий, вызываемое бактериями рода *Pestis: Pasteurella pestis* и *Yersinia\* pestis* (размер генома 4,38 Мб). Выделяют лёгочную, септическую и бубонную форму чумы\*\*. У чумы было множество эпитетов. Древние славяне называли её “морозная язва”, а в средневековой Европе чуму величали “чёрной или крылатой смертью”, тем самым, очевидно, подчеркивая внезапность её появления\*\*\*. Первая, исторически зафиксированная пандемия чумы в Европе (тогда особенно сильно пострадала Венеция), была в 581–583 гг.; она получила название Юстинианской, поскольку разлилась после правления византийского

императора Юстиниана. На Руси уже в 1352 г. эффективно использовалась изоляция (карантин) заболевших людей. Особенно сильная эпидемия чумы на Руси была с 1709-го по 1740-й гг. (вспышка повторилась в Лефортово в 1771 г.). В 1812 г. чума под названием *турецкая болезнь* разразилась в Одессе. Латинское название чумы – “Pestis” – связано с олицетворением образа мифической разящей женщины “Заразы”. Отсюда возникло древнее выражение, упомянутое в “Повести временных лет”: “*Чума повеяла своей хусткой (платком) – и веселье исчезло*”. Установлено, что современный штамм чумной палочки отличается от того, что “косил” миллионы жертв в средние века. Анализ фрагментов ДНК возбудителя “чёрного мора”, сохранившихся на останках жертв, с помощью тестов на комплементарность с геномом современного возбудителя показал отсутствие совпадений, что говорит об исчезновении с лица Земли древней бактерии. Поэтому чума, убившая миллионы людей, помнится только в историческом смысле. Однако опасность новых эпидемий сохраняется и в настоящее время, поскольку сохраняется очаговость заболевания чумой.

В быту чумой также называют некоторые инфекционные заболевания у домашних животных (например, собачью чумку). После аварии на нефтяной платформе в Мексиканском заливе в 2010 г. и применения для ликвидации её последствий генно-инженерных штаммов бактерий, разрушающих нефть, появилось новое заболевание, получившее название “синяя чума”.

\*Возбудитель бубонной чумы был открыт в 1894 г. Александром Иерсеном, а его студент Симон доказал, что бактерию переносят блохи, покидающие умирающих крыс. Считается, что грязные кварталы средневековых городов кишели азиатскими чёрными крысами (эпидемиологи считают, что и сейчас в любом большом городе крыс больше, чем население города). Отсюда, борьба с грызунами – главное условие профилактики этого страшного заболевания. В то же время эпидемия чумы в Андах, где нет крыс, показала, что заболевание может передаваться с помощью человеческих блох, которые при укусе отрывают бациллы.

\*\*Происхождение названия связано с чумой бубонной формы, при которой резко увеличиваются в размерах лимфатические узлы, образуя “бубоны” – вздутия (народное название таких вздутий *паховики*); при этой форме происходят также многочисленные подкожные кровоизлияния, проявляющиеся чёрными пятнами (отсюда и возникло название “чёрная смерть”). Клинический характер течения заболевания сопровождается высокой температурой, токсемией, прострацией, петехиальной сыпью, пневмонией, увеличением лимфатических узлов и кровоизлияниями в слизистые оболочки. Бубонная форма чумы менее опасна по сравнению с септической, захватывающей весь организм, а тем более с легочной формой, протекающей как тяжелейшая пневмония с поражением не только лёгких, но и других органов. Лёгочная форма даёт самый высокий процент

летальности (смертности). Исследование останков людей, умерших от бубонной чумы в Лондоне в 1347–1351 гг., показало, что чума “выкашивала” свои жертвы избирательно; ими становились хронически больные и ослабленные голодом люди. С 1346 по 1353 гг. от чумы в континентальной Европе погибло около трети населения (больше 200 млн. жертв!), а на некоторых территориях и того больше, например, в Норвегии около 60 % населения.

\*\*\*“Чёрной смертью” (Black Death) её называли из-за того, что трупы приобретали угольно чёрный цвет. Считается, что пандемия бубонной чумы XIV в. унесла 60 млн. жизней. В настоящее время накоплены данные, вызывающие сомнение в том, что средневековое бедствие, обезлюдившее Европу, было вызвано бубонной чумой. По скорости распространения, инкубационному периоду, длившемуся около трёх недель, симптоматике и первоочередной гибели родственников заболевших сделано предположение, что это была геморрагическая лихорадка, напоминающая лихорадку Эбола. Средневековый мор, к тому же, поразил и северные районы Европы (Скандинавию), где не было крыс, особенно теплолюбивых чёрных.

*Интересная история произошла почти три тысячи лет назад. Ассирийские войска под предводительством царя Синахегиба атаковали Иерусалим. И вдруг внезапно в их лагере за несколько дней умерли 185 тысяч воинов. Какая же сила уничтожила целую армию? Иудеи думали, что им, богоизбранным людям, помог Бог, послав на помощь разящего неприятеля ангела. А вот что пишет о загадочном поражении ассирийских войск греческий историк Геродот: “На стороне иудеев союзником выступал фараон Египта, бывший одновременно и верховным жрецом, но при этом плохим полководцем, которому не подчинились собственные войска. И тогда он выступил навстречу ассирийскому войску с небольшим отрядом воинов сомнительной боеспособности. Этот отряд атаковал противника ночью, выпустив в лагерь ассирийцев полчища крыс”. Результат такой необычной атаки нам известен.*

*“Истинно крупная личность – всегда учитель”.*

*А. Н. Белозерский*

### Ш

“Удивительный парадокс: многие люди убеждены в правильности вещей, которых на самом деле они не понимают, но отвергают то, в правильности чего они на самом деле уверены”.

Л. А. Блюменфельд

**Шанкр.** От фр. chancre – язва. Безболезненная язва (эрозия), формирующаяся в течение 2–10 недель на месте внедрения бледной спирохеты (*Treponema pallidum*) при первичном сифилисе. Язва заживает самостоятельно, но размножившиеся в ней спирохеты приводят к бактериемии и распространяются во все органы. Синоним – *твёрдый шанкр* (первичная сифилома).

**Шапероны.** От англ. chaperon – *сопровождать\**. Крупные белки нескольких типов, которые обнаруживаются во всех клеточных компартментах (органеллах и цитозоле) и найдены у всех организмов. Шапероны **способствуют правильному сворачиванию\*\***, правильной укладке полипептидных цепей, синтезирующихся на рибосомах, в функционально полноценные белки, но сами не участвуют в самосборке и, кроме того, они обладают ещё рядом дополнительных функций, из-за чего несколько семейств шаперонов называют *белками теплового шока\*\*\** и обозначают как *hsp* (см. **Фолдинг, “Хит-шоковые белки”**). Функционирование шаперонов обеспечивается путём связывания их с полипептидными участками оберегаемых белков, доступными **только** на ранних стадиях укладки.

Белки семейств *hsp60* и *hsp70* (их ещё обозначают, соответственно, как GroEL и DnaK белки) обладают сродством к гидрофобным участкам полипептидов. Одни из них контролируют фолдинг полипептидов в цитоплазме, другие – участвуют в переносе белков в митохондрии. После синтеза митохондриальных белков представители семейства *hsp70* при участии белка YDJ1 связываются с полипептидной цепью и поддерживают её в развёрнутой конформации, предохраняя от преждевременной случайной укладки, а также от контактов и агрегации с другими белками (отсюда становится понятным их название). Такая развёрнутая структура взаимодействует с рецепторными белками на наружной мембране митохондрий и переносится в митохондриальный матрикс. Процессы вторичной укладки транспортированных через биомембраны белков, также контролируются шаперонами. Белки другого семейства – *hsp60* формируют структуру наподобие бочонка, охватывающую пептид, и тем самым, обеспечивают окончательные условия для правильного свёртывания пептида. Наконец, белки семейства *hsp90* участвуют в регуляции свёртывания различных киназ и факторов транскрипции в условиях высокой концентрации белка, снижающей вероятность

правильно свёртывания. К шаперонам эндоплазматического ретикулума (ЭР) относятся не только белки семейств *hsp70* и *hsp90*, но и белок BiP (*binding protein* – “связывающий белок”), Grp94 (протеин, регулируемый глюкозой) и пептидилпропилизомераза.

Неправильно свёрнутый пептид обычно подвергается протеолизу под действием протеаз протеасомы. Взаимодействие растущих полипептидов с шаперонами – энергозависимый процесс: освобождение шаперонов сопровождается гидролизом АТФ.

\*Название произведено от французского слова *chaperon* – прозвища пожилой или замужней женщины (матроны), которое использовалось в значении *покровительствовать*. В XIX веке шапероны, как телохранители оберегали девиц из благородных семейств от нежелательных контактов с мужчинами во время прогулок и светских мероприятий (в Испании таких надзирающих пожилых дам-воспитательниц называли *дуэньями*).

\*\*Удивляет странная, на первый взгляд, неэкономичность природы. Очень многие белки в клетке синтезируются из более длинных полипептидов-предшественников, от которых после завершения трансляции отщепляются более или менее длинные “концы”. К чему такие затраты? Нельзя ли синтезировать точную по длине полипептидную цепь, которая уже соответствует “зрелому” белку? Ответ может быть найден на более поздних этапах истории формирования зрелого белка. Полипептиды должны свернуться в глобулы или другие абсолютно точные молекулярные структуры, обладая великим множеством вариантов сворачивания цепи, иначе белки не будут выполнять свои функции. Сворачиваться начинает уже длинный предшественник, который затем претерпевает так называемую посттрансляционную модификацию. По-видимому, полипептид, точно соответствующий зрелому белку не всегда удаётся свернуть надлежащим образом. Обеспечение надлежащих условий для правильного сворачивания растущего пептида и осуществляют *шапероны* (см. **Кальнексин**).

\*\*\*При повышении температуры увеличивается число не свернувшихся белков (частично денатурированных белков).

**Шванновские клетки\*** (**миелоциты**). Глиальные клетки нервной ткани, способные в процессе дифференцировки буквально “обволакивать” нервные волокна, изолируя их друг от друга. Формируют многослойную миелиновую оболочку периферических мякотных (миелинизированных) нервных волокон (периферических аксонов) (см. **Миелиновая оболочка**). Безмякотные нервные волокна не имеют миелиновой оболочки, а изолированы друг от друга только шванновскими клетками. Часто в складках шванновской клетки располагаются несколько тонких безмякотных волокон. Шванновские клетки обеспечивают трофическую и опорную функции, участвуют в регенерации нервных волокон (см. **Леммоциты**).

\*Названы по имени немецкого зоолога и физиолога Теодора Шванна (1810–1882).

**Шизогония (схизогония).** От греч. *schizo* – *раскалываю, дроблю* и *gonia* (*goneia*) – *рождение*. Разновидность бесполого размножения у некоторых одноклеточных организмов (споровиков, корненожек, одноклеточных водорослей) в форме многократного митотического деления ядер, находящихся в общей цитоплазме, которая при этом увеличивает свой объём (см. **Шизонт**). Затем вокруг множественных ядер формируются новые одноклеточные особи (*зооиды*). Шизогония предшествует половому процессу, поэтому на следующей стадии происходит образование гамет, которые копулируют с образованием зиготы. Образовавшаяся зигота формирует плотную оболочку, образуя *ооцисту*. Первое деление ооцисты у споровиков – мейоз, приводящий к *зиготической редукции* числа хромосом. Затем следует одно или целая серия митотических делений гаплоидных клеток, получивших название *спорозоитов*. Такой тип бесполого размножения называется *спорогонией*. Таким образом, жизненный цикл споровиков состоит из *шизогонии*, полового процесса (копуляции) и *спорогонии*. (см. **Зиготическая редукция**).

**Шизонт.** От греч. *schizo* – *раскалываю, дроблю, расщепляю*. Многоядерное образование в общей цитоплазме у споровиков, возникающее в процессе *шизогонии* (см. **Шизогония**).

**Шизофазия.** От греч. *schizo* – *расщепляю, раскалываю* и *phasis* – *высказывание*. Бессвязность и бессмысленность речи, “словесная окрошка” при некоторых формах шизофрении.

**Шизофрения.** От греч. *schizo* – *расщепляю, раскалываю* и *phreno* (*phren*) – *душа, рассудок*, ум. Эндогенный психоз, занимающий ведущее место по частоте встречаемости (> 1 % населения!). Психическое заболевание, в патогенез которого вовлечены все отделы головного мозга, а клинические проявления связываются с нарушениями глутаматных систем (низким уровнем нейротрансммиттера-глутамата в разных областях мозга). При этом нарушения затрагивают почти все аспекты функционирования мозга – от сенсорных процессов до наиболее сложных форм мыслительной деятельности. (В настоящее время появляются данные, свидетельствующие о васкулярной недостаточности головного мозга.) В 2011 г. было установлено, что некоторые гены в клетках головного мозга у людей, страдающих шизофренией, в буквальном смысле “заблокированы” гистонами, на “хвостах” которых нет ацетильных групп, обеспечивающих более свободную упаковку ДНК в ДНК/гистоновых комплексах. В норме ацетилирование гистонов обеспечивает оптимальные условия для дифференциальной экспрессии генов, поскольку ДНК в хроматине становится “менее плотно упакованной”. Отсюда был сделан вывод, что недостаточное ацетилирование гистонов в клетках головного мозга является молекулярной причиной шизофрении\*, а само заболевание относится к группе патологий, обусловленных нарушением

эпигенетических механизмов (см. **Эпигенез**). Клиническую симптоматику шизофрении часто дают нейроинфекции, вызванные стрептококками, или развивающиеся на фоне гриппа, краснухи и кори.

\*Анализ нейронов фронтальной коры мозга у шизофреников выявил также более интенсивную, чем у здоровых людей, активность мобильных диспергированных элементов *LI*, которые могут приводить к серьёзным изменениям в характере экспрессии генов.

**Шистосомоз (шистосоматоз).** От англ. schistose < греч. schisto – *слоистый, расколотый*, soma – *тело* и -osis – *состояние*. Хроническое паразитарное (инвазионное) эндемичное заболевание человека, вызываемое *трематодами* из семейства *Schistosomatidae*. По данным ВОЗ им страдают более 200 миллионов человек в тропических и субтропических странах Африки, Азии и Америки. Заражение происходит при контакте с водой (питьё, купание), населенной личинками трематод (церкариями), которые проникают в организм человека через кожу и слизистые оболочки. В результате развиваются тяжёлые иммунные реакции и прогрессирующие поражения внутренних органов человека, в том числе и репродуктивной системы у женщин. Синоним – *бильгарциоз*.

**Шистосомы.** Трематоды рода *Schistosoma*, вызывающие тяжёлое заболевание *шистосомоз*. Поражают внутренние органы человека (печень, селезёнку, толстый и тонкий отделы кишечника, и мочевой пузырь, где наблюдаются воспаление, обтурации, окклюзии и тромбоз венул, а также развиваются реактивные ответы тканей в виде гранулём и фиброза). В Средней и Юго-восточной Азии промежуточными хозяевами паразита являются пресноводные крошечные улитки, обитающие в илистых оросительных каналах. Развитие шистосом отличается многостадийностью. Яйца развиваются в пресной воде и из них выходят личинки, несущие реснички (мирацидии), которые проникают в улиток (промежуточных хозяев), где и размножаются, производя большое количество свободноплавающих церкариев. Человек заражается при контакте с церкариями, проникающими через кожу путём пенетрации кожи. Из церкариев образуются личинки, попадающие в кровеносные сосуды, а затем в печень, где становятся взрослыми червями-сосальщиками. Последние ретроградно мигрируют к воротной вене печени и достигают брыжеечных венул или венул мочевого пузыря, где и выделяют яйца. Яйца через стенку кишечника или мочевого пузыря выходят наружу и цикл развития повторяется. Синонимы – *кровавой сосальщик, кровавая трематода, бильгарция*.

**Шистоцитоз.** От англ. schistose < греч. schisto – *слоистый, расколотый*, kytos – *клетка* и -osis – *состояние*. Деформация эритроцитов, предшествующая их разрушению, при прохождении через повреждённые участки мелких сосудов (венул), возникающие в процессе развития микроангиопатической гемолитической анемии. Такие деформированные и фрагментированные эритроциты можно обнаружить в кровотоке при гемолитико-уремическом синдроме, возникающем у детей,

получавших лечение антибиотиками по поводу энтерогеморрагической диареи (см. **Веротоксин**).

**Шок\***. От англ. shock (фр. choc) – удар. Опасное для жизни падение артериального давления, как правило, с развитием ДВС-синдрома (диссеминированного внутрисосудистого свёртывания крови), в результате которого жизненно важные органы перестают функционировать. Шок – это синдром (в отличие от коллапса), развивающийся во времени. В зависимости от первопричины шок подразделяют на: 1. *Кардиогенный* (возникает при нарушении работы сердца). 2. *Гиповолемический* (при кровопотери или обезвоживании). 3. *Вазодилататорный* (при нарушении надлежащей регуляции просвета периферических артериол). Последний тип шока наиболее распространён и может возникнуть после кардиогенного или гиповолемического шока. Но чаще всего возникает как следствие сепсиса (генерализованной инфекции и сопровождающего её воспалительного процесса) (см. **Коллапс, Сепсис, Септический шок**).

\*Шок – это когда больной молчит и ни на что не жалуется, при этом обычно находясь в сознании.

**Шоковая болезнь**. От англ. shock (фр. choc) – удар. Физиологический эффект снижения плодовитости и увеличения смертности в популяции, причиной которого становится внутривидовая конкуренция, возрастающая при резком увеличении плотности популяции. Считается, что *шоковой болезнью*, можно объяснить циклические колебания численности леммингов или других грызунов\*.

\*Учащающиеся встречи между особями в силу нетерпимости зверьков друг к другу приводят к дракам и сопровождающему их стрессу, что нарушает деятельность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (шок) с развитием гипогликемии. Ослабленные стрессом животные оказываются подверженными болезням и заражению паразитами, в результате чего популяция начинает сокращаться.

**“Шотган секвенирование”**. От англ. shotgun – *дробовик* (ружьё). Сленговый термин, обозначающий стратегию секвенирования ДНК (метод), с помощью которой большие вставки ДНК (до 200 тыс. п.н.) в ВАС- или РАС-векторах разбивают на более короткие перекрывающиеся фрагменты длиной 1–2 тыс. п. н., которые и секвенируют, а затем “собирают” с помощью компьютера в полную последовательность. Следует отметить, *шотган метод* даёт случайный набор последовательностей и не совсем годится для тонких геномных исследований. Синоним – *метод “дробовика”* (см. **Метод “дробовика”**).

**Штамб**. От нем. Stamm (лат. stem) – *ствол*. Часть ствола дерева от почвы до первого ветвления.

*“Если ты встал на путь учёного, то помни,  
что обрёл себя на вечное искание нового,  
на беспокойную жизнь до гробовой доски.*

*У каждого учёного должен быть ген  
беспокойства. Он должен быть одержим”.*

Н. И. Вавилов

## Э

*Вся биологическая эволюция – это  
постоянная работа над ошибками.  
Это перелицовка уже сконструированной  
и сшитой одежды под другой сезон.*

**Эвентуальный.** От лат. *eventus* – *исход, следствие*. Возможный, при благоприятных обстоятельствах (возможный при случае).

**Эвисцерация.** От лат. *eviscero* – *вынимать внутренности* (*viscera* – *потроха*). Способность некоторых организмов выбрасывать наружу внутренние органы (внутренности). Обычно сопутствует *автомии*. Явление, характерное, например, для голотурий (морских огурцов).

**Эво-дево (evo-devo).** Аббревиатура от англ. *evolution-development* – *эволюция развития*. Название новой области биологии, занимающейся изучением роли генов в эволюции и влияния их на формирование анатомической структуры организмов.

**Эволюционный прогресс.** От лат. *progressus* – *движение вперёд*, при котором менее совершенное сменяется более совершенным. Термин, по-видимому, абсолютно не правомочный, поскольку у эволюции нет вершинных достижений, включая людей, и только однонаправленного (прогрессивного) усложнения форм и функций. К тому же, сложность не является целью эволюции, а естественный отбор обеспечивает только *предпочтение* более удачных для данной среды обитания решений (можно также сказать, что отбор способствует только выбраковке “плохих” особей, а вовсе не поддержке “хороших”). С уверенностью можно говорить лишь о временном, более или менее длительном, эволюционном успехе.

*“Без эволюции биология не имеет смысла”.*

Феодосий Григорьевич Добржанский (1900–1975) –  
один из создателей синтетической теории эволюции.

**Эволюция.** От англ. *evolution\** < лат. “*e*” (э) – *раз* и *volvere* – *крутить\*\**. Буквально, *разворачивание, развёртывание*. Неотъемлемое свойство материи. Обычно эволюцию рассматривают как процесс постепенного необратимого исторического изменения (развития) живой природы. При этом эволюция видов идёт одновременно с эволюцией экосистем, в которые они включены. В основе эволюции лежит преемственность поколений, а в основе преемственности – репликация ДНК и деление клеток. Считается, что если бы ДНК копировалась всегда

точно, то никакой эволюции бы *не было?* (см. **Траспозоны, Алюповторы**). Главным условием, приведшим к эволюционному процессу, ведомому естественным отбором (*который представляет собой основное орудие эволюции*), было *биоразнообразие*, возникающее как следствие изменений внешней среды (и в первую очередь, климата), происходящих под влиянием постоянно протекающих процессов континентального дрейфа, или внезапно возникающих в результате глобальных катастроф (см. **Естественный отбор**). Эволюцию невозможно представить без многократно повторявшихся в истории Земли гигантских катастроф, прежде всего климатических, включая ледниковые периоды, из которых важнейшим для эволюции было оледенение, случившееся около 650 млн. лет назад. Возможно, что эпоха оледенения положила начало многоклеточных организмов; без него до сих пор на планете не было бы ничего, кроме бактериальной слизи. Кроме того, события далёкого прошлого заставляют нас задуматься о великой роли случайностей в эволюционном процессе, которые могут привести к вымиранию даже очень многочисленных и господствующих групп организмов. Достаточно вспомнить трагедию, случившуюся около 65 млн. лет назад в конце мелового периода, стёршую с лица Земли динозавров\*\*\*. Однако их вымиранию способствовало уже произошедшее ещё до падения астероида сокращение морфологического биоразнообразия, затронувшее, в том числе, и наиболее многочисленных травоядных – птицетазовых рогатых и утконосных динозавров.

Биоразнообразии уже существовало во времена первых одноклеточных организмов, становясь источником рекрутирования наиболее жизнеспособных форм. В основе биоразнообразия лежит генетическая изменчивость\*\*\*\*, благоприятствующая или, напротив, мешающая выживанию и успешному воспроизводству, а внешние факторы осуществляют отбор наиболее приспособленных генетических вариантов. Точнее, эволюция – это трагическая история постоянной выбраковки (именно, выбраковки “плохих”, а не поддержки “хороших” вариантов) и переделки живых существ, через их стремление к совершенствованию (отнюдь, не только через усложнение, поскольку эволюция часто сопровождается утратой какого-то признака), всегда граничащее с риском исчезнуть навсегда. В то же время именно “оправданный риск” и помогает организмам выживать в большинстве случаев. Перспективен только тот, кто способен изменяться\*\*\*\*\*, кому доступно адекватное среде преобразование, обеспечивающее выживание и, главное, *репродуктивный успех*. Интересно, что Природа в процессе эволюционных изменений стремится использовать уже существующие структуры, т. е. в философском смысле не умножает число сущностей, а, напротив, создав какой-нибудь уникальный “инструмент”, старается его унифицировать и диверсифицировать. Говоря современным языком, эволюция имеет дело с пакетами информации и ничего не изобретает заново. Различное строение тела у животных – это только вариации одной

хорошо апробированной схемы. В процессе эволюции преобразование тел животных идёт исключительно через изменение механизмов, управляющих их строительством. При этом существует общая закономерность, понятая только недавно, и заключающаяся в том, что эволюция скорее идёт на уровне регуляторных, а не структурных генов (т. е. последовательностей нуклеотидов, кодирующих белки). Как показывают данные сравнительной геномики, структурные гены мыши и человека могут иметь совершенно одинаковые кодирующие участки (см. **Генетические регуляторы, Эврибионты**). Поэтому эволюция, скорее, – это поиск и закрепление удачных для данной формы организмов сочетаний генов и способов регуляции их активности. Эволюция может менять не только форму организмов, но и затрагивать их поведение, увеличивая или уменьшая, например, агрессивность в завоевании территорий при гнездовании у птиц, что было показано при сравнении особенностей гнездования у двух видов американских дроздовидных птиц-сиалий (см. **Агрессивность**). И, наконец, эволюция – это во многом и совершенствование форм кооперации организмов, начиная от микроорганизмов и заканчивая человеком, для эволюции которого разнообразные формы кооперации оказались решающими инструментами выживания.

Если говорить отдельно об эволюции человека, то мы – это последнее счастливое звено в непрерывной цепочке роковых случайностей, поскольку нас могло и не быть. Скорее всего, для человека главным условием эволюционного успеха стало не столько изменение наследственной информации, сколько приобретаемые и передаваемые из поколения в поколение при помощи языка знания и умения. Но, если исходить из организационной структуры генома человека, то следует подчеркнуть, что человечество вряд ли уже испытало все превратности своей эволюционной судьбы. Кроме того, интересно вспомнить, что именно у человека появились странные особенности (если хотите, свойства), которые вряд ли можно назвать нужными для выживания, такие как, например, способность мечтать и верить, да и любовь будет из того же разряда! Хотя нет, возникновение любви и привязанности имеет под собой биологическую основу (см. **Моногамия**). Обобщая, можно сказать, что эволюция – это всегда поиск компромиссов, в процессе которого что-то приобретается и что-то теряется. Например, люди утратили способность синтезировать аскорбиновую кислоту и абсолютное большинство генов, кодирующих обонятельные рецепторы (см. **Псевдогены**).

Многие учёные уверены в том, что на ранних этапах существования Земли, ДНК из открытого космоса могла попадать на незащищённую планету с метеоритами, кометами и космической пылью, которой ежедневно Земля собирает до 100 тонн. Недавно было показано, что кольцевые молекулы ДНК (плазмиды), помещённые на внешний корпус возвратного блока высотных ракет (Международный проект,

миссия TEXUS-49) полностью сохраняли свою активность, пережив космические условия и прохождение через атмосферу.

Итак, на лицо важнейший факт истории жизни на Земле – возникшее в результате эволюции величайшее морфологическое разнообразие организмов, обладающих не менее великим разнообразием отправляемых функций. А в основе всего этого биоразнообразия лежит одна и та же клетка с её неизменным принципом гомологичности (см. **Клеточная теория**). Выходит, что изменчивость и адаптивность покоятся на основательном, “железобетонном” консерватизме. И в этом заключается один из парадоксов её величества Эволюции.

\*Термин “эволюция” впервые применил английский биолог М. Хейл (M. Hale, 1677), как понятие, объединяющее индивидуальное и историческое развитие.

\*\*Сравните, слово *револьвер*.

\*\*\*Автором астероидной теории вымирания динозавров является калифорнийский геолог Уолтер Альварес (Walter Alvarez), обнаруживший *иридиевую аномалию* в итальянской провинции Умбрия, в ущелье недалеко от поселения Губбио (Science, 1980).

\*\*\*\*Иначе, *неопределённая изменчивость* (примером такой изменчивости могут быть черепахи с Черепашьих островов архипелага Колон с длинными и короткими шеями). Следует подчеркнуть, что изменчивость, связанная с мутациями, лежит, скорее, в основе эволюции вирусов и бактерий, хотя и у них могут происходить резкие геномные перестройки за счёт привнесения чужеродного генетического материала. Эволюционная изменчивость у эукариотических организмов – это, скорее, рекомбинации генов, изменения в их регуляторных системах, приводящие к возникновению новых генных сетей или генов с изменённой регуляцией экспрессии. По-видимому, важнейшую роль в эволюции эукариотических организмов играют подвижные генетические элементы – транспозоны и эндогенные вирусы, перестраивающие геномы или их отдельные участки. Не следует сбрасывать со счетов и вирусы (особенно ретровирусы), способные мутировать с огромной скоростью и привносить в геномы клеток-хозяев новый генетический материал. Наконец, возможно и эволюционное участие паразитических микроорганизмов.

\*\*\*\*\*В то же время существует множество организмов, не изменяющихся в течение десятков и даже сотен миллионов лет! (см. **Персистирующие формы, ЛУКА, Рефугиумы**).

*Эволюция – это искусный старьёвщик-перелицовщик, использующий одни и те же лоскутки тканей, поэтому живые организмы, как лоскутные одеяла, такие разные, но всегда похожие на других.*

**Эврибионты.** От греч. eury – *широкий* и bios – *жизнь*. Организмы, отличающиеся высокой экологической пластичностью и способные к существованию в условиях, характеризующихся широкими пределами

изменений климатических и физических факторов среды обитания (температуры, влажности, инсоляции, солёности и др.). Эврибионтам свойственны более широкие ареалы обитания, чем *стенобионтам* (см. **Стенобионты**). Обычно организмы, называемые “живыми ископаемыми”, относятся к эврибионтам и ценофобам (см. **Ценофобы**).

**Эвригалинность.** От греч. euryus – *широкий* и hals (halos) – *соль*. Способность организма переносить различную солёность среды.

**Эвриойкия.** От греч. euryus – *широкий*, oikos – *дом* и -ia – *условия*. Способность организма существовать в разнообразных условиях среды.

**Эврипластичность.** От греч. euryus – *широкий* и plastikos – *пригодный для лепки*. Способность организма к значительной модификационной изменчивости.

**Эвриптериды.** От греч. euryus – *широкий*, pteron – *крыло* и eidos – *сходство, вид*. Ракоскорпионы. Самые крупные водные членистоногие в истории Земли. Хищники, жившие 420 млн. лет назад (с Ордовика по Пермь). Считается, что в Силуре эвриптериды дали начало предкам скорпионов. Синоним – *гигантстраки*.

**Эвритермность.** От греч. euryus – *широкий* и therme – *тепло*. Способность организма жить в условиях внешней среды с широкой вариабельностью температур (см. **Стенотермность**).

**Эвритопность.** От греч. euryus – *широкий* и topos – *место*. Способность организма к широкому расселению (распространению). Эвритопные виды отличаются повышенной экологической валентностью.

**Эврифагия.** От греч. euryus – *широкий* и phagein – *пожирать*. Способность питаться разнообразной пищей. Эврифаг – *всеядный* (англ. euryphagous) (см. также **Пантофагия**, **Полифаги**). Из млекопитающих эврифагами являются медведь, свинья и человек. К растительоядным эврифагам относятся паутинные клещи, у которых выявлены уникальные гены, неизвестные у других членистоногих. К эврифагам относятся и тараканы, например, мадагаскарский таракан. Интересно отметить, что всеядных животных, которые могли бы процветать, как нам кажется, в любых пищевых условиях, очень мало, по сравнению с многочисленными узкоспециализированными животными – травоядными или хищниками. Природа явно тяготеет к специализации, которая вступает в противоречие с выживаемостью приспособленных к узкоспецифическим условиям животных в случае резкого изменения этих условий. Высокая ориентированность чревата гибелью, но именно по этому пути почему-то и идёт Природа. Пожалуй, лишь один вид постоянно специализировался в широкой универсальности, и этот вид *Homo sapiens*.

**Эвриэк.** От греч. euryus – *широкий* и экология. Организм, способный выносить сильную вариабельность условий окружающей среды.

**Эвтрофия (эутрофия).** От греч. eu – *хороший* (истинный, настоящий), trophe – *питание* и -ia – *условия*. Буквально, хорошее питание. 1. Способность озёр (водоёмов, болот) создавать высокий уровень

первичной продукции за счёт высокой концентрации биогенных элементов (эвтрофные водоёмы – высокопродуктивные водоёмы). 2. Нормальное состояние питания организма (пищевой баланс).

**Эвтрофы.** От греч. eu – *хороший* (истинный, настоящий) и trope – *питание*. Растения, требовательные к плодородию почвы, например, растения чернозёмных степей, а также эвтрофных (низинных) болот.

**“Эгоистичная” ДНК\*.** Образное название очень большой группы геномных последовательностей, включающих псевдогены, ретропсевдогены, транспозоны и ретротранспозоны, эндогенные ретровирусы, сателлитные (мини- и микросателлитные) ДНК, которые относятся к группе так называемой “мусорной” или “хламовой” (junk) ДНК, иначе, не кодирующей ДНК, т. е. не транскрибирующейся в какие-либо белки. Их “эгоизм” заключается в длительной сохранности в геноме, способности к самокопированию и распространению по геному за счёт ресурсов клетки, без внесения какой-либо лепты в её фенотип и фенотип организма (см. **“Тёмный геном”**).

\*Считается, что такое название было дано Френсисом Криком (Orgel L. E., Crick F. C. H., Selfish DNA: the ultimate parasite, *Nature*, 1980, **284**).

**Эдафический.** От греч. edaphos – *основание, почва*. Почвенный. Термин относится к почвенным, водным, топографическим особенностям (уклон, уровень грунтовых вод, экспозиция), влияющим на характер сукцессии.

**Эдафология.** От англ. edaphology < греч. edaphos – *основание, почва*. Почвоведение.

**Эдафон.** От греч. edaphos – *основание, почва*. Совокупность организмов, обитающих в почве (почвенная фауна и флора – бактерии, грибы, водоросли, черви, членистоногие) и представляющих собой замкнутое сообщество. В составе эдафона большую роль играют микроорганизмы, участвующие в разложении органических веществ и фиксации азота.

**Эдема.** От греч. oideima – *разбухание, отёк* (англ. a swelling). Скопление избыточного количества жидкости в клетках, серозных полостях тела, тканях и органах, например, отёк мозга (см. **Ангиоэдема**).

Эдематозный – *отёчный, проявляющийся отёком*.

**Эдемса-Стокса приступ.** Потеря сознания с судорогами вследствие, внезапно возникающей “полной поперечной блокаде”, приводящей к паузе кровоснабжения головного мозга до восстановления активности “желудочковых (вентрикулярных) центров” (пейсмейкеров третьего порядка). Состояние, угрожающее жизни.

**Эдификаторы.** От лат. aedificator – *строитель, зодчий*. Растения двух-трёх основных видов в данном сообществе, определяющие весь его строй, все особенности сообщества. Другими словами, растения, создающие внутреннюю биотическую среду фитоценоза. Например, в тёмнохвойных лесах эдификаторами являются ель и пихта, а в светлых – сосна (см. **Ассектаторы**).

**Эйдетическая память.** От греч. eidos – *сходство, образ*. Способность воспроизводить яркие картины предметов, явлений (перечень может быть продолжен – людей, цифр, объектов и любых других данных).

**Эйкозаноиды.** От греч. eikosa(i) – *двадцать* и eidos – *сходство*. Термин, который применяется ко всем жирным кислотам, содержащим двадцать углеродных атомов (C<sub>20</sub>-кислотам). Это особый класс биологически активных веществ, обладающих широким спектром физиологической активности (влияют на процессы тромбообразования, воспаления, поддержания тонуса кровеносных сосудов и бронхов и т. д.). Окисленные эйкозаноиды, включающие *простагландины, тромбоксаны, лейкотриены*, гидрокси- и гидропероксижирные кислоты образуются из *арахидоновой кислоты* – самой распространённой в мембранах клеток млекопитающих полиненасыщенной жирной C<sub>20</sub>-кислоты. Синоним – *арахидонаты*.

**Эквипотенциальный.** От лат. aequus – *равный* и potentia – *сила*. В буквальном смысле, *имеющий равные возможности*. Например, полушария головного мозга изначально *эквипотенциальны*, а затем наблюдается их латерализация\*, или *асимметрия мозга* (левши – правши\*\*), в основе которой лежит разный химизм полушарий (различная нейрохимия), определяемый также и эндокринным статусом. В гендерном смысле женский мозг более сглажен, т. е. менее асимметричен. При психических болезнях всегда нарушается баланс полушарий. Человек не уникален в своей асимметрии; она, по-видимому, не раз возникала в течение эволюции.

\*От лат. lateralis – *боковой* < latus – *бок*.

\*\*Имеют различный *латеральный профиль*, который затрагивает не только руки, но и глаза, и уши, и т. д.

**Эндемичный.** От греч. ex(o) – *внешний* (ex – *из, от*) и demos – *население*. В буквальном смысле *завезённый*. Например, завезённые (интродуцированные) биологические виды. Противоположен ему по значению термин *эндемичный* (*эндемический*) – местный, свойственный только данной местности (эндемическое заболевание, например *зоб* – разрастание ткани щитовидной железы при дефиците йода в воде и почве в данной местности).

**Экдизис.** От греч. ekdysis – *линька*. Линька у членистоногих, в ходе которой отслаивается и сбрасывается старая кутикула. Линька обеспечивает возможность роста по мере затвердевания новой кутикулы. Регуляция линьки осуществляется при участии нескольких гормонов. У речного рака линька подавляется нейрогормоном\* *синусовой железы*, расположенной в глазном стебельке. Этот гормон блокирует синтез гормона, стимулирующего линьку (см. **Экдизоны**).

\*Синтезируется группами нейронов, расположенных по ходу зрительного нерва, и накапливается в синусовой железе.

**Экдизоны.** От греч. ekdysis – *линька*. Сигнальные стероидные гормоны насекомых, ракообразных\* и других членистоногих, вызывающие

линьку и метаморфоз. У насекомых *экдизон* вырабатывается *проторакальными железами*. Попадая в гемолимфу, определяет наступление очередной линьки, например, превращение нимфы первого возраста в нимфу второго возраста и т. д. Однако такое его действие опосредуется только в присутствии ещё одного гормонального регулятора – ювенильного гормона *неотенина* (см. **Неотенин**). Если неотенин инактивировать на стадии более раннего возраста, нимфа превращается в имаго меньшего размера и, напротив, введение неотенина на поздних стадиях приведёт к увеличению размеров нимфы и задержке превращения её в имаго. Действие экдизона у двукрылых (например, дрозофилы) начинается с активации специфических пухов на политенных личиночных хромосомах, что связано с экспрессией определённых генов в клетках\*\* (см. **Пуфы**). У взрослых членистоногих экдизон стимулирует также образование яиц и повышает адаптацию к меняющимся условиям среды.

Экдизоны представляют собой наиболее раннюю эволюционную форму стероидов. Различают  $\alpha$ - и  $\beta$ -экдизоны. У дрозофил ядерные рецепторы экдизона состоят из двух различных субъединиц (гетеродимеров) – субъединицы ECR (экдизоновый рецептор) и субъединицы USP (*ultraspiracle* – *сверхдыхальце*). Обнаружено, что при мутации в одном из аллелей гена ECR, приводящей к снижению дозы белка ECR, мутантные мухи (имаго) живут значительно дольше, чем имаго дикого типа. За весь период развития дрозофилы (эмбрион, личинки трёх возрастов, куколка и имаго) экдизон, выделяясь с разной интенсивностью 8 раз, запускает каскадную экспрессию около 700 генов. Антагонистом экдизона является *ювенильный гормон* насекомых *неотенин*.  
Синоним – *гормоны линьки*.

\*Гормон линьки ракообразных называется *крустэкдизоном* (от лат. *crusta* – *корка, скорлупа*).

\*\*Введение экдизона (20-гидроксиэкдизона, или 20E) личинкам *Chironomus* приводит к возникновению меньше чем через 1 час специфических пухов на политенных хромосомах.

**Экдизотропин.** От греч. *ekdisis* – *линька* и *tropos* – *поворот*. Пептидный гормон, вырабатываемый нейросекреторными клетками членистоногих, и стимулирующий секрецию экдизона из проторакальных желёз в гемолимфу.

**Экдистероиды.** От греч. *ekdisis* – *линька*, *steros* – *твёрдый* и *eidos* – *похожий, подобный, вид*. Группа стероидных веществ, производных экдизона насекомых и некоторых других животных, а также родственные им по химической природе *фитоэкдизоны* растений.

**Экдистерон.** От греч. *ekdisis* – *линька* и *steros* – *твёрдый*. Синоним  $\beta$ -экдизона, стимулирующего отложение новой кутикулы при линьке членистоногих.

**Экзантема.** От греч. *exanthēma*, где *ex* – *снаружи* и *anthēma* – *цветение*. Кожная сыпь любой этиологии.

**Экзархный.** От греч. *exarchos* – *наместник*. Способ развития корневой ксилемы и флоэмы, когда их первичные элементы (протоксилема и протофлоэма) закладываются ближе к перициклу, а зрелые элементы (метаксилема и метафлоэма) оказываются ближе к центру (центростремительно).

**Экзема.** От греч. *ekzema* – *сыпь*. Заболевание кожи различной этиологии, проявляющееся высыпаниями, жжением и зудом. Чаще всего экзема связана с аллергическими реакциями и мутациями в гене белка *филагрина* (см. **Филагрин**).

**Экзина.** От англ. *exinus* < лат. *ex(t)inus* – *внешний*. Наружный слой оболочки пыльцевых зёрен семенных растений или у спор (экзоспорий). Отличается своеобразным наружным рельефом; покрыта скульптурными элементами в форме бородавок, шипов и не скульптурными участками, получившими название “негативная сетка”. Пыльца у некоторых семейств и родов растений характеризуется специфическими рельефными особенностями экзины. Например, у злаков экзина бородавчатая, а у крестоцветных (*Cruciferae*) с так называемой, “негативной сеткой” (см. **Апертуры, Интина**).

**Экзокарпий.** От греч. *exo* – *вне, снаружи* и *karpos* – *плод*. Наружный (покровный) слой у сочных плодов, обычно плотный и кожистый (см. **Мезокарпий, Эндокарпий**).

**Экзоспорий.** От греч. *exo* – *вне, снаружи* и *spora* – *спора*. Наружная оболочка споры. Синоним – *экзина*.

**Экспансин.** От лат. *expansio* – *расширение* и *protein* – *белок*. Белок, ослабляющий связи между целлюлозными компонентами клеточной стенки у растений путём разрыва водородных связей, что позволяет стенке растягиваться (см. **Ауксины**).

**Экзогенный.** От греч. *exo* – *вне* и *genan* – *порождать*. Внешний по форме воздействия, например, экзогенный контроль пролиферации клеток, осуществляемый при участии факторов роста, связывающихся с поверхностными рецепторами клетки.

**Экзогенные факторы роста.** Внеклеточные регуляторные факторы, пептидной или белковой природы, контролирующие пролиферацию клеток (стимуляторы пролиферации). Связывание их со специфическими рецепторами приводит к инициации синтеза ДНК в покоящихся клетках (переход их из состояния покоя в клеточный цикл). Некоторые факторы роста в зависимости от условий и типа клеток могут подавлять пролиферацию (негативные регуляторы) или стимулировать дифференцировку клеток.

**Экзолецитальные яйца.** От греч. *exo* – *вне* и *lekithos* – *яичный желток*. Яйца со сложным многоклеточным строением, в которых питательные вещества аккумулируются в желточных клетках, т. е. за пределами яйцеклетки. Такие яйца характерны для большинства плоских червей, например, для печёночного сосальщика (см. **Эндолецитальные яйца**). Синоним – *яйцевые капсулы*.

**Экзонуклеазы.** От греч. *exo* – *вне, снаружи* и *нуклеазы*. Ферменты, последовательно отщепляющие нуклеотиды с концов полинуклеотидной цепи. Различаются специфичностью в отношении 3'- или 5'-концов РНК или ДНК.

**Экзом.** От греч. *exo* – *вне, снаружи* и *om* – *совокупность* (термин образован по аналогии с термином “геном”). Полная совокупность всех кодирующих участков генома. Иногда экзомы секвенируют с целью диагностирования редких или, так называемых, недиагностируемых, при обычных подходах, заболеваний для того, чтобы выявить ген, ассоциированный с редкой патологией.

**Экзоны.** От англ. **expression** – *выражение, выразительность* (экспрессия). Кодирующие последовательности ДНК в генах – смысловые сегменты генов, или фрагменты генов, несущие информацию о первичной последовательности аминокислот в белках\* и сохраняющиеся в молекуле иРНК после созревания (процессинга–сплайсинга), разделённые некодирующими участками (интронами) (см. **Интроны**). Первичный транскрипт содержит полную копию гена, включающую *экзоны* и *интроны*, т. е. имеет модульную структуру. В результате созревания интроны удаляются, а экзоны ковалентно сшиваются, что приводит к образованию укороченной информационной РНК (иРНК). Считается, что экзоны соответствуют отдельным доменам\*\* в кодируемых белках и являются первичными генетическими единицами, перекомбинация которых и лежит в основе возникновения множества новых белков (сплайсинговая вариативность). Она характерна более чем для 60 % генов человека. Разные гены сильно различаются по числу *экзонов*; типичный ген человека содержит 6–8 *экзонов*, но есть и гены, содержащие многие десятки *экзонов*. На экзоны всех структурных генов приходится не более 1,5 % нуклеотидных последовательностей генома.

\*На самом деле может содержать и нетранслируемые последовательности.

\*\*Домены – структурно автономные области в молекулах белков.

**Экзопептидазы.** От греч. *exo* – *вне, снаружи*, *peptos* – *переваренный*. Ферменты, катализирующие гидролиз пептидных связей в концевых участках полипептидной цепи (см. **Эндопептидазы**).

**Экзоподит.** От греч. *exo* – *вне, снаружи*, *podos* – *нога* и *eidos* – *сходство, вид*. Наружная, расположенная ближе к внешнему краю тела, ветвь двуветвистой конечности у ракообразных (*Crustacea*). Состоит из члеников, несущих длинные щетинки и короткие шипы. Экзоподиты у самцов служат для переноса сперматофора к семяприёмникам самки и удержания её в процессе спаривания (см. **Эндоподит**).

**Экзоскелет.** От греч. *exo* – *вне* и *skeleton* – *высохшее тело*. Внешний (наружный) хитиновый скелет, характерный для членистоногих (ракообразных, пауков, скорпионов и насекомых) (см. **Эндоскелет**).

**Экзосомы.** От греч. *exo* – *вне* и *soma* – *тело*. 1. Специальные транспортные мембранные микрокапсулы (везикулы), участвующие

в переносе веществ (макромолекул) между клетками, тканями и органами, и, возможно, даже между отдельными организмами. Так обнаружено, что в женском молоке содержатся экзосомы, несущие микро-РНК, которые отвечают за развитие и становление иммунной системы ребёнка (см. **Микро-РНК**). 2. Название, данное белковому комплексу, состоящему из 10 белков (*surveillance machinery by the protein RNPS1*) и осуществляющему надзор за качеством вновь синтезированной мРНК (см. **РНК-надзор**).

**Экзостоз.** От греч. *exo* – *вне*, *osteon* – *кость* и *-osis* – *состояние*. Костный нарост, покрытый хрящом. Экзостозы образуются в результате аппозиционного роста, например, при акромегалии (см. **Акромегалия**). Могут возникать на любых костях. На суставных поверхностях костей или в эпифизах длинных костей могут возникать хрящевые экзостозы (окостеневающие хоромы). Выделяют также наследственные множественные экзостозы (остеохондроматоз), затрагивающие диафизарные области длинных трубчатых костей (приводят к укорочению конечностей у детей). Синонимы – *гиперостоз*, *порома* (рогома).

**Экзотоксины.** От греч. *exo* – *вне* и *toxikon* – *яд*. Ядовитые вещества, выделяемые грамположительными бактериями в окружающую среду. Синонимы – *внеклеточные токсины*, *истинные токсины*.

**Экзофтальм.** От греч. *exophthalmos* – *пучеглазый*. Выпячивание глазного яблока, или *пучеглазие* – явление, наблюдающееся при *базедовой болезни* (см. **Базедова болезнь**). Аутоантитела, воздействуя на глазодвигательные мышцы и *ретробульбарную* клетчатку (клетчатку, расположенную позади глазного яблока), приводят к развитию этой формы *офтальмопатии*. При *экзофтальме* отмечается ряд глазных симптомов: широкое раскрытие глазных щелей, гиперпигментация век, редкое (6-8 раз в минуту) и неполное мигание, слабость конвергенции (сведения зрительных осей глазных яблок) с потерей способности фиксировать взгляд на предмете при рассматривании его вблизи (см. **Энофтальм**).

**Экзоцитоз.** От греч. *exo* – *вне* и *kytos* – *клетка*. Процесс выбрасывания (выделения) клеткой содержимого пузырьков, главным образом, макромолекулярных продуктов её жизнедеятельности, таких как пептиды, белки, липопротеиды, пептидогликаны и другие. Экзоцитоз можно рассматривать как процесс, обратный эндоцитозу (*реверсный пиноцитоз*). Обычно осуществляется в ответ на внешний сигнал (действие гормона или медиатора). С помощью экзоцитоза осуществляются все типы выделения: удаление ассимилятов (*секреция*), диссимилятов (*эксекреция*), а также поглощённых веществ, не используемых в метаболизме (*рекреция*). Экзоцитоз обеспечивает также процесс рециклизации (возвращения) рецепторов факторов роста и мембран, участвующих в эндоцитозе.

**Экзувий.** От лат. *exuviae* – *снятая, сброшенная одежда* (снятая с животного шкура), *линовище*, *сброшенная старая кожа*. Сброшенная хитиновая шкурка. Хитиновый покров пауков или стрекоз, сброшенный при линьке или после метаморфоза.

**Эклампсия.** От греч. eklampsis – *вспышка*. 1. Тяжёлый токсикоз беременности, характеризующийся внезапно возникающими приступами гипертензии с потерей сознания и судорогами. 2. Детская эклампсия – *родимчик* (возникает на почве расстройства функции парацитовидных желёз) (см. **Гестационный период**).

**Эклипс-период.** От англ. eclipse < греч. ekleipsis – *затмение, потускнение* и фр. periode < лат. periodus < греч. periodos – *обход*. Промежуток времени, наступающий после восприятия клетками ДНК (попадания в клетку-реципиент ДНК клетки-донора) и длящийся до её интеграции в геном клетки-реципиента. В этот период активность донорских маркёров ещё не проявляется (см. **Трансформация**).

**Экологическая лицензия.** От греч. oikos – *дом*, logos – *учение* и лат. licentia – *вольность, право, полномочие*. Спектр факторов, предоставляемых организму его местообитанием для использования.

**Экологическая ниша\*.** От греч. oikos – *дом*, logos – *учение* и итал. nicchia < лат. nidus – *гнездо*. Место, занимаемое данным организмом в сообществе или экосистеме; зависит от структурных адаптаций, физиологических реакций и поведения. В отличие от понятия “*местообитание*”, термин “*экологическая ниша*”, относится не к пространственному положению, а скорее, к функции организма, к его роли, или его “*профессии*” в сообществе\*\*. Знание экологической ниши позволяет ответить на вопросы, как, где и чем питаются особи данного вида, как они размножаются и отдыхают.

\*Понятие впервые предложил английский эколог Кристофер Элтон (Elton Ch., 1927).

\*\*По образному выражению Одума (Odum E. P., 1971), местообитание – это адрес вида, тогда как экологическая ниша – это его занятие в той системе видов, к которой он принадлежит.

**“Экологический пол”.** Феномен появления “третьего пола” в условиях двух различающихся сред обитания. Известно, что в некоторых случаях существуют разные самцы при одинаковых самках. Например, мелкие и крупные самцы у лососей, у пресноводных речных рыб “*вегетарианцев*”, которые в озёрах разделяются на хищников и пелоидофагов (пожирателей ила, илоедов), а также у пауков и пчёл.

**Экология\*.** От греч. oikos – *дом, жилище* и logos – *учение*. 1. Наука, изучающая условия существования (местообитания) живых организмов и взаимоотношения (взаимосвязи) их с окружающей средой обитания. 2. Наука, изучающая взаимоотношения человеческого общества с окружающей природой, или, другими словами, *образ жизни*. Основное теоретическое положение современной экологии может быть выражено словами Г. В. Никольского: “*Всякий организм, популяция, вид живёт за счёт своей специфической среды, вне взаимодействия с которой он прекращает своё существование*”. Экологию разграничивают на три крупных подразделения: *аутэкологию, динамику популяций и синэкологию*.

\*Термин впервые использовал в 1866 г. немецкий биолог-эволюционист Эрнст Геккель (1834– 1919) в своей работе “Generelle Morphologie der Organismen”, где сформулировал определение экологии как “...науки о всесторонних отношениях организма с окружающей средой...”.

**Экопатология.** От греч. oikos – дом, а и патология. Идиопатические\* заболевания, обусловленные низкодозовыми загрязнениями окружающей среды (воды, воздуха, продуктов питания). Проявляется чаще в виде различных форм аллергии.

\*Заболевания, для которых отсутствуют очевидные причины.

**Экосистема\*.** От греч. oikos – дом, жилище и система. Надорганизменное объединение с определённым видовым составом, представляющее собой более или менее устойчивую, самодостаточную функциональную единицу, включающую биотические и абиотические компоненты, или, другими словами, система, состоящая из двух компонентов – биотопа и биоценоза, взаимодействующих друг с другом. Состав экосистем характеризуется не видовым составом, а *жизненными формами* входящих в них организмов. Полная экосистема состоит из первичных *продуцентов* и *консументов*, потребляющих произведённую продуцентами органику, а также *деструкторов* (минерализующих организмов). Абиотические компоненты экосистемы обычно называют *окружающей средой*, хотя в это понятие могут входить и биотические компоненты (см. **Биогеоценоз, Трофические цепи**). При антропоморфном взгляде на Природу можно сказать, что её главная задача – это поддержка экологического баланса или природного равновесия в экосистемах.

\*Природные экосистемы – леса, луга, болота, степи. Искусственные экосистемы – аквариум, водохранилище, хлопковое поле и т. д. Понятие *экосистема* не имеет ранга и размерности. Оно применимо как к простым (аквариум) и искусственным (водохранилище), так и к сложным природным комплексам организмов вкупе с их средой обитания, т. е. *биогеоценозам*.

**Экосфера.** От греч. oikos – дом, жилище и sphaira – шар. Глобальная система, сформированная биосферой и парабиосферными средами (верхней атмосферой и глубинными осадочными слоями горных пород).

**Экотипы.** От греч. oikos – дом, жилище и typos – отпечаток, образец, форма. Экологически различающиеся формы одного вида, для которых в естественных условиях не характерны брачные отношения, хотя они могут давать плодовитое потомство. Различия обычно обусловлены разным характером питания (разными источниками корма) или – в случае растений – разными сроками цветения. Экотипы могут быть подразделены на кланы, между особями которых скрещивание, напротив, более предпочтительно, поскольку такая форма поведения препятствует инбридингу (см. **Вид, Видообразование, Инбридинг**).

**Экотоп.** От греч. oikos – *дом, жилище* и topos – *место*. Переходная зона между соседними биоценозами, например, заросли кустарника, отделяющие лес от поля. Фауна *эктопа* в видовом отношении богаче фауны соседних биоценозов (так называемый “краевой эффект”).

**Экофаза.** От греч. oikos – *дом, жилище* и phasis – *появление*. Стадия жизненного цикла (стадия развития) какого-либо вида организмов, приспособленного к определённой экологической нише. Например, гусеница, куколка и бабочка – экофазы жизненного цикла у чешуекрылых.

**Эксайтотоксичность.** От лат. excitatio – *возбуждение* и греч. toxikon – *яд*. Токсичность, вызванная *избыточным поступлением* в околонейрональную среду глутамата\* – основного возбуждающего нейромедиатора. Считается, что *эксайтотоксичность* является причиной серьёзных заболеваний мозга, включая нейродегенерацию, посттравматические повреждения мозговой ткани, генерализацию повреждений после инсульта, и даже эпилептические припадки.

\*Или долговременным сохранением глутамата, если он по тем или иным причинам не удаляется из синапсов (когда нарушена “очистка” синапсов).

**Экситоз.** От лат. exsiccare – *иссушать* и греч. -osis – *состояние*. Недостаточность влаги.

**Экскориация.** От лат. ex – *вне*, corium – *кожа* и -ia – *условия*. Нанесение ссадин, царапин.

**Экскреция.** От лат. excretum – *выделенное*. Выделение (удаление) конечных продуктов метаболизма (экскретов). В *экскреции* у позвоночных участвуют почки, кишечник, кожа, лёгкие или специальные железы (например, у фламинго железы клюва, выбрасывающие излишки соли). Синоним – *элиминация*.

**Экспандаза.** От англ. expand – *расширять* и суффикса аза, указывающего на то, что это фермент. Второе название фермента *деацетоксицефалоспорин-С-синтазы*. Под действием этого фермента пятичленное кольцо пенициллина N становится шестичленным в процессе синтеза антибиотика.

**Экспансия тринуклеотидных повторов.** От лат. expansio – *расширение, распространение*. Последовательное (тандемное) умножение тринуклеотидных участков молекулы ДНК, при котором какой-то тип тринуклеотида многократно повторяется. Эти участки склонны к проскальзыванию репликации (“пробуксовке” ДНК-полимеразы) при образовании половых клеток и потомок получает хромосому с большим числом повторов, чем имел родитель. В результате заболевание у потомков начинается в более раннем возрасте и протекает более тяжело (см. **Антиципация, Динамические мутации, Ожидаемая репликация, Хорея Хантингтона**).

**Экспирация.** От лат. ex – *вне*, spiro – *дышать, жить* (exspiro – *выдыхаю*) и -ia – *условия*. Акт выдоха. Происходит обычно пассивно, без участия мышц под действием сил тяжести и эластического

сопротивления рёберных хрящей, опускающих рёбра, сопротивления стенок живота и мышц диафрагмы. При форсированном выдохе участвуют внутренние косые межрёберные, а также другие мышцы.

**Эксплантирование.** От лат. *ex* – *вне* и *plantare* – *сажать*. Перенос и выращивание (культивирование) клеток животных тканей вне организма (в системе *in vitro*). Для этого используют довольно сложные по составу питательные среды, содержащие минеральные соли, аминокислоты, сахара, витамины и другие органические соединения, в также сыворотку крови (см. **Серум, Кондиционированная среда**). Синоним – *эксплантация*.

**Эксплеренты.** От лат. *ex-plere* < *expleo* – *заполнять, наполнять, занимать*. Виды в растительном мире, занимающие место, после исчезновения видов виолентов. Образно их называют “шакалами растительного мира”. К ним, например, относятся берёза и осина (на всех лесных вырубках первой всегда появляется осина) (см. **Виоленты**).

**Экспортины.** От англ. *export* < лат. *exportare* – *вывозить*. Ядерные белки, обеспечивающие транспорт из ядра в цитоплазму белков и рибонуклеопротеидов (РНП), белковые компоненты которых несут аминокислотные последовательности, называемые *сигналами ядерного экспорта* (NES – *nuclear export sequences*). Для экспорта различных тРНК существует специальный белок *экспортин t* из семейства кариоферинов, связывающийся только с полностью процессированной тРНК.

**Экспрессивность.** От лат. *expressi* (*expressum*) – *выжимать, выражать, изображать*. Выразительность. Термин, введённый в генетику Н. В. Тимофеевым-Ресовским, и обозначающий *степень выраженности признака*, поскольку один и тот же ген может по-разному проявляться у разных особей (см. **Нейрофиброматоз**). Синоним – *степень проявления гена*.

**Экспрессия гена.** От лат. *expressi* – *выжимать, выражать, изображать*. Термин, обозначает процесс перевода последовательности нуклеотидов ДНК в последовательность аминокислотных остатков в полипептиде (белке). Экспрессию обеспечивают три *фундаментальных молекулярнобиологических процесса*: 1. Транскрипция гена в пре-мРНК (первичный транскрипт). 2. Процессинг и сплайсинг пре-мРНК в матричную РНК (мРНК). 3. Трансляция (перевод) мРНК на рибосомах в полипептид. Экспрессия генов чаще всего регулируется на транскрипционном уровне и многие гены экспрессируются только в определённых типах клеток. В каких клетках и на каком этапе онтогенеза экспрессируется тот или иной ген, зависит от так называемых “*генетических переключателей*” – регуляторов, определяющих при участии транскрипционных факторов\* “*нужное место и нужное время*”. Следует отметить, что экспрессия многих генов, а, следовательно, и биохимическое состояние организма, зависит также от событий, происходящих в окружающем мире (см. “**Генетические переключатели**”).

\*Собственно транскрипционные факторы являются компонентами “генетических переключателей”, которые представлены *энхансерами* и *сайленсерами* генов.

**Экссудат.** От греч. *exsudatio* – *выделение, выпотевание* < *exudare* – *потеть* < *sudor* – *пот*. Выпот в ткани из кровеносных сосудов. Любая жидкость, выходящая из тканевых капилляров, или жидкость, накапливающаяся в тканях и полостях тела, в частности, при воспалительных процессах или при повреждении ткани. Выход экссудата обусловлен повышенной проницаемостью стенок мелких кровеносных сосудов\* (капилляров). Синонимы – *выпот*, *экстравазат*, *транссудат*.

\*Снижает проницаемость капилляров витамин *рутин*.

**Экссудатории.** От лат. *exsudo* – *выпотеваю*. Придатки последних сегментов брюшка у термитофильных жуков.

**Экссудация.** От греч. *exsudatio* – *выделение, выпотевание* < *sudor* – *пот*. 1. Процесс образования экссудата (выделения жидкости), обусловленный повышенной проницаемостью капилляров. 2. Плач растений.

**Экстензия.** От лат. *extentio* – *выпрямление, вытягивание*. Выпрямление, разгибание конечности или другой части тела (см. **Флексия**, **Экстензоры**).

**Экстензоры.** От лат. *extendere* – *растягивать*. Мышцы разгибатели.

**Экстенсин.** От лат. *extensus* – *растянутый, обширный* и *protein* – *белок*. Коллагеноподобный белок (гликопротеид с высоким содержанием оксипролина и олигосахаридными боковыми цепями из арабинозы), участвующий в образовании первичной оболочки растительных клеток, называемой матриксом.

**Экстернальный.** От англ. *external* < лат. *exter* – *наружный, внешний*. Внешний по отношению к организму, действующий снаружи (из внешней среды).

**Экстинкция.** От англ. *extinction* – *угасание, искоренение*. 1. Угасание (функции). 2. Исчезновение, искоренение (болезни). 3. Вымирание (видов).

**Экстирпация.** От лат. *extirpatio* – *вырывание с корнем* < *stirps* – *корешок*. Полное (радикальное) удаление органа хирургическим путём. Например, *экстирпация* печени в острых опытах на животных.

**Экстравазат.** От лат. *extra* – *сверх* и *vas* – *сосуд*. Жидкость выходящая через стенки кровеносных сосудов (тканевых капилляров). Синонимы – *выпот*, *экссудат*, *транссудат*.

**Экстравазация.** От лат. *extra* – *сверх*, *vas* – *сосуд* и *-ia* – *условия*. 1. Выход жидкости или белков из кровеносных сосудов (см. **Экссудация**). 2. Процесс выхода клеток из кровяного русла в ткани, например, лейкоцитов. Для преодоления сил кровотока лейкоциты, используя селектины, “задерживаются” на поверхности эндотелия, переходя в состояние, называемое *роллингом\** и обеспечиваемое процессом *непрерывной клеточной адгезии*. При полной остановке включаются

интегриновые рецепторы эндотелиальных клеток, с которыми связываются лейкоцитарные лиганды, и лейкоцит, при участии белков-переносчиков, проходит через стенку сосуда. 3. Выход метастазирующих опухолевых клеток из сосудистого русла в эктопических местах.

\*От англ. rolling – *прокатывание* (по поверхности стенки сосуда).

**Экстракорпоральное оплодотворение (ЭКО).** От лат. extra – *сверх, вне* и corpus – *тело*. Оплодотворение *вне тела* (организма). Методика зачатия, основанная на оплодотворении яйцеклетки вне женского тела (*in vitro*)\*. Первый “ребёнок из пробирки” появился в 1978 г в Кембридже, и звали её Луиза Браун. В настоящее время во всём мире уже живут более 5-ти миллионов людей, “зачатых в пробирке”. Синоним – *оплодотворение в пробирке (in vitro)* (см. **Оплодотворение искусственное**).

ЭКО при использовании суррогатных матерей позволяет решить некоторые генетические проблемы наследования различных поведенческих признаков, поскольку далеко не всегда ясно какие черты поведения передаются через гены, а какие приобретаются в процессе развития организма. На животных (лошадях) показано, что по экстерьеру жеребёнок похож на своих биологических родителей, а поведенческие признаки и характер может взять от суррогатной матери.

\*Известно, что вероятность беременности, возникающей естественным путём, начинает снижаться уже после 25-летнего возраста женщины.

**Экстраксиллярные волокна.** От лат. extra – *сверх* и греч. xylon – *древесина*. Волокна, обеспечивающие механическую прочность и находящиеся за пределами ксилемы. Синонимы – *лубяные волокна, флоэмные волокна* (могут находиться и вне флоэмы, например, гиподермальная склеренхима стебля злаков, имеющая паренхимное происхождение).

**Экстрасистола.** От лат. extra – *сверх* и *систола* (греч. sistole – *стягивание*). Преждевременное сокращение сердца, прерывающее синусовый ритм, доминирующий в норме, обусловленное эктопическим очагом возбуждения. По происхождению экстрасистолы подразделяются на *наджелудочковые* (возбуждение приходит из СА-узла, предсердий или АВ-соединения) и *желудочковые* (см. **Интерполированный**). Синоним – *преждевременная систола*.

**Экстрасистолия.** От лат. extra – *сверх, систола* и -ia – *условия*.. Состояние, характеризующееся внеочередными сокращениями сердца, нарушающими временно его ритм.

**Экстрахромосомный.** От лат. extra – *сверх* и *хромосома*. Буквально, *внехромосомный, свободный от хромосомы*. Например, *экстрахромосомные* копии генов рибосомной РНК (рРНК), не связанные с нативным ядрышком. Возникают в результате *амплификации* генов рРНК и могут функционировать независимо от ядрышка, формируя массу дополнительных ядрышек. Особенно характерно для ооцитов амфибий,

хотя встречается и у других животных, у грибов (дрожжи) и даже у растений.

**Экстраэмбриональные ткани.** От лат. extra – *сверх, вне* и греч. embryo – *зародыш*. Ткани, возникающие в процессе эмбриогенеза и обеспечивающие рост и развитие эмбриона. У позвоночных животных представлены зародышевыми оболочками – амнионом, аллантоисом и хорионом, а также желточным мешком. Синонимы – *внезародышевые, провизорные органы* (ткани).

**Экстремофилы (экстремофильные организмы).** От лат. extremus – *крайний* и philia – *склонность* (phileo – *люблю*). Одноклеточные организмы, обитающие в условиях, по температуре и доступности источников питания непригодных для жизни большинства других организмов. Другими словами, организмы, способные существовать в крайне неблагоприятных для жизни условиях (горячих источниках, кислых болотах, сверхсолёных или содовых водоёмах и лагунах, а также в вечномерзлотных грунтах). К экстремофилам относятся, например, микроорганизмы, обитающие в толще ледников или недавно открытые уникальные микробы подледниковых антарктических озёр (например, озёр Восток и Уилланс). Многие из экстремофилов относятся к хемоавтотрофам, как, например, недавно открытые галоалкалофильные археи. Экстремофилы обладают особенной структурой ДНК, переносящей полное высушивание и замораживание без разрушения. Именно экстремофилы перенесли глобальное оледенение\*, случившееся 650 млн. лет назад (см. **Строматолиты**). Изучение экстремофилов позволяет нам понять особенности условий, при которых могла возникнуть жизнь на юной Земле, а возможно, и вообще в Космосе (см. **Гипертермофилы, Полиэкстремофилы**).

\*Это катастрофическое климатическое событие открыло новые страницы в эволюционной истории Земли; в противном случае на нашей планете до сих пор существовали бы только слизистые маты из микроорганизмов.

**Экструзия.** От англ. extrusion < лат. extrusio (extrudo) – *выталкивание, вылавливание*. Процесс выделения (выбрасывания) клеточных секретов, морфологически напоминающий экзоцитоз.

**Эксфолиативный.** От лат. exfoliatus, где ex – *из, от* (в смысле извлечения, выхода) и foliatus – *буквально, даваемый листвою* (приготовленный из листьев). Шелушащийся, отслаивающийся, отваливающийся, проявляющийся десквамацией клеток. Одна из форм обыкновенной пузырчатки (пемфигуса) – эксфолиативная пузырчатка (*pemphigus foliaceus*) (см. **Десквамация, Эксфолиатин, Пемфигус**).

**Эксфолиативная цитология.** От лат. ex – *из, от* и foliatus – *даваемый листвою* (отслаивающийся). Диагностическое исследование мокроты (её клеточного состава), применяемое для распознавания наличия рака *in situ* в бронхах.

**Эксфолиатин.** От лат. *ex* – из, *om* и *foliatis* – отслаивающийся. Токсичная протеаза, вырабатываемая *Staphylococcus aureus*, вызывающим синдром “ошпаренной кожи”. Токсин расщепляет белки десмоглеины, присутствующие в десмосомах клеток кожи, что приводит к отслаиванию поверхностных слоёв кожи (см. Десмоглеины, Десмосомы). Синоним – эпидермолитический токсин.

**Эксцизия точная.** От лат. *excisio* – разрушение, вырезывание, вырез. Выход полной последовательности транспозона из геномной ДНК (точное вырезывание вставки). Может приводить к восстановлению функции гена, в котором находился транспозон.

**Эксципул.** От лат. *excipula* – сосуд, водоём. Наружный слой (стерильная часть) стенки плодового тела (апотеция) у некоторых аскомицетов (дискомицетов) и лишайников. Образован несколькими слоями плотно прилегающих друг к другу гиф, формирующих валик, окружающий со всех сторон диск плодового тела. У лецидеевых лишайников эксципул образован только плотно прилегающими друг к другу тёмноокрашенными гифами и не содержит водорослей (см. Апотеций). Синоним – эксципулум.

**Эктазия.** От греч. *ektasis* – растяжение, расширение. Расширение полостных органов или трубчатых структур, например, бронхоэктазия, эктазия сердца (дилатация сердца) (см. Телеангиэктазия).

**Экто-АТФазы.** От греч. *ektos* – вне, снаружи. Ферменты, располагающиеся на поверхности большинства клеток и отщепляющие от АТФ фосфатные группы по цепочке АТФ → АДФ → АМФ → аденозин.

**Эктодерма.** От греч. *ektos* – снаружи, наружный и *derma* – кожа. 1. Наружный слой клеток зародыша у многоклеточных животных после формирования зародышевых листков – наружный зародышевый листок. Синонимы – эктодерма первичная, эктобласт, эпибласт. Эктодермальное происхождение имеет нервная система. 2. Наружный слой стенки тела у кишечнополостных животных.

**Эктомикориза.** От греч. *ektos* – снаружи, *mykes* – гриб и *rhiza* – корень. Микориза, в которой гифы гриба чехлом опутывают корни, образуя гифовую мантию. При этом гифы распространяются в корне только по межклетникам, не проникая в клетки. Иначе, эктрофная\* микориза (см. Эндомикориза).

\*От греч. *trophe* – питание.

**Эктопаразиты.** От греч. *ektos* – снаружи (англ. out side). Паразиты, обитающие на поверхности тела хозяина или в коже. Из насекомых к ним относятся вши, например, головная вошь, а также клопы и мухи, личинки которых вызывают миазы. Ещё один пример насекомых-паразитов – бескрылая муха овечья кровососка (*Melophagus ovinus*). Из паукообразных к эктопаразитам относятся зудни, вызывающие чесотку, клещи (например, иксодовые).

**Эктопический.** От греч. *ektopos* – перемещённый, где *ektos* – снаружи и *topos* – место. Находящийся в другом месте, не свойственном

изначально. Например, эктопическое расположение органа или ткани, эктопический очаг (фокус) возбуждения – центр автоматизма в сердце, не относящийся к проводящей системе.

**Эктопический рост.** От греч. *ektos* – *снаружи* и *topos* – *место*. Рост ткани в ненадлежащем месте.

**Эктопия.** От греч. *ektoros* – *перемещённый* (в другом месте) и *-ia* – *условия*. Врождённое смещение внутреннего органа ближе к поверхности или на поверхность. В общем смысле, *эктопия* – перемещение в другое, необычное место (например, *эктопия* хрусталика, зрачка). Синонимы – *дистопия*, *гетеротопия*.

**Эктоплазма.** От греч. *ektos* – *снаружи* и *plasma* – *нечто вылепленное*. Название периферического слоя цитоплазмы клеток, окрашивающегося слабо, поскольку содержит значительно меньшее количество мембранных структур. В отличие от эндоплазмы обладает более вязкой структурой и насыщена элементами цитоскелета, которые регулируют эластичность мембраны, кластеризацию белков, ундуляцию плазмалеммы и другие свойства мембраны и примембранной области (см. **Эндоплазма**). Синоним – *гиалоплазма*.

**Эктотермы.** От греч. *ektos* – *снаружи* и *therme* – *жар, тепло*. Холоднокровные животные с низкой скоростью метаболизма, производящие мало внутреннего метаболического тепла и активизирующиеся за счёт тепла внешнего. К ним относятся амфибии и рептилии (см. **Мезотермы**, **Эндотермы**). Синоним – *пойкилотермные животные*.

**Эктромелия.** От греч. *ektro* – *отсутствие* и *meleia* (*melos*) – *конечность*. Врождённое отсутствие одной или нескольких конечностей.

Интересно отметить, что эктромелию у мышей может вызывать вирус оспы мышей, поэтому его также называют вирусом эктромелии.

**Экхимоз.** От греч. *ek* – *вне*, *chymos* – *сок* и *-osis* – *состояние*. Фиолетовое пятно кожного кровоподтёка (большая *петехия*) (см. **Петехии**).

**Экхимома.** От греч. *ek* – *вне* и *chymos* – *сок*. Кровоподтёк в коже (небольшая гематома).

**Элайнмент.** От англ. *alignment* – *выравнивание, выстраивание в одну линию*. Буквально, *выравнивание нуклеотидных последовательностей* на основе анализа вторичной структуры молекул рРНК у разных видов организмов. Процедура, увеличивающая достоверность филогенетических схем, построенных на основе анализа последовательностей (выявления идентичных и различающихся последовательностей).

**Элайсомы (олеосомы).** От греч. *elaion* (лат. *oleum*) – *масло* и *soma* – *тело*. Выросты, состоящие из паренхимных клеток, содержащих масла со сладковатым запахом, на кожуре семян у некоторых растений (мирмекохоров), распространяемых муравьями. Маслосодержащие выросты привлекают муравьёв, которые, поедая их, оставляют семена

нетронутыми. Такие семена имеют примула (энотера, или первоцвет), фиалка, молочай, джеферсония и др. Синоним – *курункулы*.

**Эласмоидный.** От лат. *Elasmotarium* – *крупный ископаемый носорог* и *eidos* – *сходство*. Например, *эласмоидная* чешуя костных рыб – костные чешуйки, образующиеся в кориуме (см. **Ганоидный**).

**Эластаза.** От греч. *elastikos* – *гибкий, тянущийся* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Гидролаза эластина. Структурно похожа на трипсин и некоторые другие сериновые протеазы. Образуется из профермента – проэластазы.

**Эластин.** От греч. *elastikos* – *гибкий, тянущийся* и *protein* – *белок*. Фибриллярный белок внеклеточного матрикса, а также эластичных соединительнотканых структур, синтезирующийся в виде растворимого белка *тропоэластина* с М.м. 72 kDa, формирующего за счёт образования ковалентных поперечных связей между остатками лизина, эластиновые волокна (эластин зрелый). Синоним – *эластицин*.

**Эластин зрелый.** Эластин, модифицированный *лизилоксидазой* и собранный в волокна.

**Элатеры.** От лат. *elaterit* – *ископаемый каучук*. Специальные приспособления-“пружинки”, закрученные вокруг спор (встречаются у печёночных мхов, клинолистных, или хвощовых). Возникают из *эписпория* – наружной (третьей) оболочки спор, клетки которой трансформируются в две ленты, спирально закрученные вокруг споры. Элатеры способствуют перемешиванию спор и их выталкиванию после раскрытия коробочки.

**Элевационный.** От лат. *elevo* – *поднимаю*. Например, “элевационная теория старения\*” – наиболее глубоко разработанная геронтологическая концепция, в которой ключевое значение придаётся *повышению порога чувствительности гипоталамуса к гомеостатическим сигналам, поступающим от трёх основных “супергомеостатов” – метаболического, адаптационного и репродуктивного*. \*Разработана В. М. Дильманом.

**Элегантная нематода (*Caenorhabditis elegans*).** Филярия – маленький земляной червь (размер взрослой особи около 1 мм) – излюбленный объект исследований генетиков, молекулярных биологов, биологов, изучающих развитие и старение организмов, а теперь и эволюционистов\*. Геном червя (97 Мб) содержит 19 тысяч генов, а тело состоит из 959 клеток\*\*, гистогенетический ряд которых (их последовательное развитие) полностью прослежен. Из 959 клеток червя (гермафродита)\*\*\* 302 клетки представлены нейронами, так что червячок относится к очень “мозговитым” созданиям\*\*\*\*. На элегантной нематоде впервые был расшифрован механизм *апоптоза*, в результате которого в процессе онтогенеза червь теряет 114 клеток. Нематода размножается большей частью гермафродитическим самооплодотворением, что приводит к возникновению однородных популяций, в которых продолжительность жизни особей в нормальных условиях составляет всего 20 суток. На элегантной нематоде также

впервые было показано, что темп старения организма может находиться под генетическим контролем, при этом удалось получить особей сильно различающихся по продолжительности жизни. В результате были идентифицированы гены *age-1*, *daf-2*, *daf-23*, *sre-26* и так называемые “часовые гены” (*clk-1*, *clk-2*, *clk-3*), имеющие прямое отношение к контролю продолжительности жизни червя.

\*Культивирование червей в присутствии абсолютно смертельной для них бактерии *Pseudomonas aeruginosa* показало, что у некоторых особей возникли мутации, позволившие им не только выжить и приобрести устойчивость, но даже и питаться этими бактериями. Мутировавшие особи потребляют на 30 % меньше кислорода, чем черви дикого типа (предположительно они пользуются альтернативными дыхательными ферментами). У них также изменилось пищевое поведение и снизилась двигательная активность. Анализ показал наличие 7 различий в белках этих двух групп червей, что само по себе является уже достаточным условием для выделения мутировавших особей в отдельный вид. Таким образом, “*C. elegans*” предоставила исследователям возможность наблюдать процесс видообразования в лабораторных условиях.

\*\*Некоторые коловратки также состоят всего из 400–900 клеток.

\*\*\*У самцов 1031 клетка.

\*\*\*\*Полный коннектом (полная структура связей нейронов) элегантной нематоды уже описан.

**Эледоизин.** Олигопепд (11 аминокислотных остатков), содержащийся в слюнной железе одного из видов моллюсков, обладающий брадикининной активностью\*.

\*Не имеет ни одной одинаковой пары аминокислот с брадикинином!

**Элеидин (элоидин).** От греч. *elaion* – *оливковое масло* и *eidos* – *вид, сходство*. Кератиноподобный белок блестящего слоя эпидермиса. Образуется из кератогиалина и накапливается в гранулах шиповатых клеток эпидермиса по мере развития процесса ороговения клеток и перехода их в “блестящий” слой. За счёт накопления элеидина ороговевшие мёртвые клетки становятся блестящими (см. **Кератинизация**).

**Электролиты.** От греч. *elektron* – *янтарь* (электрон) и *litos* – *растворимый*. Вещества, диссоциирующие в растворе на ионы, благодаря которым раствор приобретает способность проводить электрический ток.

**Электрофорез.** От греч. *elektro* и *foresis* – *перенесение*. Движение частиц (в частности, белков) в электрическом поле, находящихся в поддерживающей среде (например, в геле).

**“Элементарный мозг”.** Название, данное относительно сложно организованной нервной системе, включающей орган ориентации в пространстве, обеспечивающей разнообразные формы поведения у гребневиков (см. **Ктенофоры, Статоцисты**). Считается, что группа гребневиков в процессе эволюции отделилась от остальных многоклеточных около 600 млн. лет назад и пошла “своим путём”

развития. Данные по расшифровке генома “морского крыжовника”\* (*Pleurobrachia bachei*) показали, что у гребневиков отсутствует большинство генов, кодирующих белки-рецепторы нервных клеток, участвующие в передаче сигналов между нейронами, и типичные для остальных животных. Для гребневиков характерен только один нейромедиатор *глутамат*, что указывает на возможность независимого, параллельного возникновения нервной системы в далёких таксономических группах животных. Интересно отметить, что некоторые гребневики способны восстанавливать нервные клетки. После повреждения “элементарный” мозг полностью регенерирует за 3–4 суток.

\*Полупрозрачное тело гребневика покрыто продольными полосками, представленными 8 рядами гребных пластин (пучки склеенных ресничек), придающими ему сходство с крыжовником.

**Элементы гормонального ответа.** Специфические регуляторные последовательности генов, представляющие собой короткие симметричные (палиндромные) участки ДНК\*, обладающие свойствами *энхансеров*, усиливающих транскрипцию соответствующих генов\*\*. С этими участками связываются рецепторы липофильных гормонов, образующие после связывания с лигандами активные *димерные* комплексы. Каждый гормон-рецепторный комплекс узнаёт свой собственный участок связывания (элемент гормонального ответа), в результате чего и достигается специфичность гормонального действия (см. **Рецепторы**). Синоним – *гормон респонсивные элементы* (HRE)\*\*\*.

\*Например, элементы гормонального ответа на глюкокортикоиды содержат 15 пар нуклеотидов (AGAACA<sub>n</sub>nnTGTTCT), где n – любой нуклеотид.

\*\*Иногда связывание лиганд-рецепторного комплекса с ДНК приводит и к ингибированию транскрипции. Мишенями стероидных гормонов чаще всего являются гены, кодирующие факторы транскрипции, т. е. ДНК-связывающиеся белки. Эффекты стероидных гормонов проявляются с задержкой, длящейся часы, и часто сохраняются в течение многих часов и даже дней.

\*\*\*“Калька” с английского responsive – *ответный*.

**Элементы-LINE.** LINE – аббревиатура от англ. *long interspersed nuclear elements* – длинные рассеянные элементы. Класс длинных, умеренно повторяющихся последовательностей\* в геноме млекопитающих (имеющих длину 5–8 тыс. п.н.), содержащих промотор для РНК-полимеразы 2-го типа и несущих гены обратной транскриптазы (ревертазы) и эндонуклеазы. Не имеют длинных концевых повторов (LTR). Чередуются с уникальными последовательностями длиной до 35 тыс. п.н. Представлены семействами, состоящими из одинаковых элементов, располагающихся преимущественно в G-полосах хромосом. У элементов, способных к автономной транспозиции, обширная и довольно запутанная терминология. Синонимы – *ретротранспозоны, транспозоны*

млекопитающих, *подвижные генетические элементы* (см. **Эндогенные вирусы**, “**Эгоистичная ДНК**”).

\*У человека насчитывается более 100 000 копий элементов-LINE.

**Элементы-SINE.** SINE – аббревиатура от англ. *short interspersed nuclear elements* – короткие рассеянные элементы. Класс коротких умеренно повторяющихся последовательностей в геноме млекопитающих, длиной 100–300 пар нуклеотидов, чередующиеся уникальными последовательностями длиной до 2000 пар. Располагаются в полосах, выявляемых при Т-окраске (вариант R-окраски), преимущественно на концах плеч хромосом. В отличие от ретротранспозонов не имеют длинных концевых повторов (LTR) и не кодируют ревертазу. В геноме у человека к этому классу также относятся *Alu*-повторы (см. **Alu-повторы**).

**Элениум.** Нейролептик с мягким снотворным действием. У древних греков название “Elenios” носили сказочные “Острова блаженства”.

**Элефантиаз.** От греч. *elephas* (лат. *elephantus*) – *слон*. Слоновость\*. Тяжёлое паразитарное заболевание человека (онхоцеркоз\*\*), вызываемое облигатными паразитами – нитчатками из рода *филярий* – *Wuchereria*, взрослые особи которых обитают в лимфатической системе человека и вызывают воспаление и обструкцию лимфатических сосудов (лимфостаз), приводящие к массивному отёку и фиброзу (слоновости), чаще нижних конечностей, и мошонки у мужчин. Слоновость чаще развивается при повторных инвазиях (см. **Инвазия**, **Филяриоз**). Синонимы – *слоновая болезнь*, *лимфатический филяриоз*, *вухерериоз* или *эухерериоз*.

\*Иногда слоновостью называют патологическое утолщение кожи – *пахидермию* (от греч. *rachus* – *толстый* и *derma* – *кожа*).

\*\*В ряде случаев распространение этой ужасной болезни связано с сооружением плотин (пример – Верхняя Вольта). В зоне водослива таких искусственных водоёмов обосновалось большое количество личинок симулиды (*Simulium damnosum*), переносчиков онхоцеркоза.

**Элиминация.** От лат. *eliminare* – *изгонять*, где *ex* – *из* и *limen* – *порог*. Удаление, исключение. Например, *элиминация* повреждённых клеток через апоптоз. Элиминация (устранение) из организма продуктов жизнедеятельности (см. **Экскреция**).

**Элиситоры.** От англ. *elicit* – *делать вывод*, *устанавливать*. Специфические соединения, присутствующие в слюне жующих листья насекомых-вредителей (жуков, гусениц), по которым растения узнают о вредоносной деятельности последних.

**Элитры.** От англ. *elytron* – *надкрылья*. Уплотнённые (хитинизированные) передние крылья у насекомых (жуков, тараканов, клопов, прямокрылых), прикрывающие сложенные задние крылья.

**Эллагитанин\***. Танин гранатового сока – мощный антиоксидант, тормозящий развитие рака предстательной железы (см. **Танины**).

\*Относится к группе *эллаговых дубильных веществ*, образующих при гидролизе в разбавленных кислотах нерастворимую *эллаговую кислоту*. Последняя содержится в корке граната, кожуре незрелых грецких орехов, древесине эвкалипта. В группу гидролизуемых дубильных веществ входят также *галловые танины*, например, *галлотанин* (“китайский танин”) из листовых галлов различных видов сумаховых (анакардиевых), к которым относятся лаконосные и дубильные виды, фисташка, манго и др.

**Элонгация.** От лат. *e(x) – от, longus – длинный* и *-ia – условия*. Удлинение синтезирующейся биополимерной цепи, например, полипептидной цепи в процессе биосинтеза белка.

**Элюант (элюент).** От лат. *eluens – вымывающий*. Растворитель для элюирования (см. **Элюция**).

**Элюат.** От лат. *elutus < eluo (ex luo) – вымывать, смывать*. Подвижная (смытая) фаза (элюант), содержащая очищенный (выделенный) компонент.

**Элюция (элюирование).** От лат. *elutus < eluo (lui, lutum) – смывать, удалять*. 1. Способ разделения твёрдых веществ путём вымывания подходящими растворителями (элюантами). 2. В микробиологии с помощью метода элюции смывают не прикрепившиеся к мембране клетки (удаляются только что отделившиеся дочерние клетки). Метод используется для анализа клеточного цикла.

**Эмболия.** От греч. *embole – бросание (emballo – вталкиваю)*. Процесс переноса током крови или лимфы и закупорка меньших по калибру (размеру) сосудов массами (частицами), которые в норме не встречаются в русле крови, такими как: тромбы, агрегаты опухолевых клеток, частицы и капли жира, пузырьки воздуха (жировая и воздушная эмболия при огнестрельных ранениях), скопления микроорганизмов и т. д. У кессонных рабочих, водолазов, лётчиков, встречается газовая эмболия при резком аварийном снижении давления внешнего воздуха. Частицы, закупоривающие сосуды, носят общее название *эмболов*. Застрявшие (*обтурирующие*) эмболы могут вызвать инфаркт миокарда, почки, селезёнки и т. д.

**Эмбриогенез.** От греч. *embryon – зародыш* и *genesis – происхождение, начало*. Процесс эмбрионального развития и роста организма от момента оплодотворения до вылупления из яйца (у яйцекладущих животных), окончания метаморфоза (у животных с личиночной стадией), или рождения (у живородящих животных). Эмбриогенез представляет собой *чёткую последовательность* регуляторных генетических событий, начинающихся с градиента определённых химических веществ в яйцеклетке, играющих роль пусковых сигналов. В результате активируются первые регуляторные гены, определяющие, где у эмбриона будет перед (голова), и где зад (хвост). Затем от головы к хвосту друг за другом включаются гены, придающие каждому сегменту тела свою особенность. Включение

следующей волны генов определяет передне-заднюю (фронтально-дорсальную) полярность сегментов тела. И, наконец, локальные регуляторные гены диктуют клеткам правила сборки органов и тканей. Таким образом, процессу эмбриогенеза свойственна простая механическая линейность и чёткая последовательность\*. В процессе эмбриогенеза различные части тела и органы растут с неодинаковой скоростью, и не в одно и то же время, что определяет процесс *морфогенеза* (см. **Морфогенез**, **Метаморфоз**). Эмбриональное развитие – это постепенное ограничение *потенций* (см. **Омнипотентность**). Синонимы – *зародышевое развитие*, *эмбриональное развитие*.

\*Почему-то для описания процесса развития часто используется понятие “генетическая программа”. Думается, что к нему надо относиться как к простой метафоре, удобной для нашего поверхностного понимания (и не более!), поскольку мы не знаем, как в действительности осуществляется процесс развития, как не знаем, каким образом свёрстана и куда вложена эта программа. Достаточно вспомнить, что большинство генов в геноме (за редким исключением) перемешаны и хаотически разбросаны по хромосомам, а главной отличительной чертой живых организмов, равно как и однородных процессов, протекающих в них, является многообразие, которое не может носить программный характер. Но если она (программа, план, или набор инструкций) есть, то каким образом постоянно подстраивается, реагируя на среду, и при этом сохраняет предельно высокую надёжность (коль скоро большинство организмов жизнеспособны)?

**Эмбрионидные тельца.** От греч. *embryon* – *зародыш* и *eidos* – *сходство, вид*. Структуры, которые образуются из эмбриональных стволовых клеток (ЭСК) в суспензионной культуре (конгломераты клеток, находящихся на разных стадиях дифференцировки). Имитируют предимплантационную стадию развития зародыша в условиях культуры (*in vitro*) на малоадгезивных поверхностях. Синоним – *эмбриональные тельца* (см. **Эмбриональные тельца**).

**Эмбриология.** От греч. *embryon* – *зародыш* и *logos* – *понятие, учение*. Раздел биологии, изучающий процессы индивидуального развития организма. В задачи эмбриологии входит изучение механизмов, ответственных за упорядоченное развитие организма, протекающее от яйца до рождения (вылупления) нового организма – процесса, представляющего начальную часть *онтогенеза*. Кроме того, эмбриология охватывает также задачи, связанные с изучением процессов *гаметогенеза*, *оплодотворения* (инфекундации) и *тератогенеза*.

**Эмбрион.** От греч. *embryon* – *зародыш*. Развивающийся организм на разных стадиях развития от зиготы до рождения, или вылупления из яйца. У человека эмбрионом считается зародыш на стадии развития от зиготы до 8-й недели внутриутробного развития. Позднее эмбрион становится *плодом*. Следует отметить, что существует единый механизм формирования эмбрионов у всех животных, поскольку эволюция “имеет

дело” с пакетами информации и ничего не “изобретает” заново. Отсюда следует, что различия в строении разных организмов – это только вариации некой единой схемы развития\*. Если эмбрион разделить (диспергировать) на отдельные клетки, то большинство из них неспособны развиваться (дифференцироваться) вне эмбриона. Интересно отметить, что первым из органов, например, у эмбриона цыплёнка появляется сердце (на второй день развития), связанное с разветвлённой сетью сосудов на поверхности яичного желтка.

Существуют очень интересные загадки внутриутробного развития, заключающиеся в том, что у многих видов организмов левая сторона эмбриона развивается раньше правой, а у людей 92% плодов сосут палец правой руки (см. **Билатеральная симметрия, Зеркальная асимметрия, Реснички узловые**).

В процессе развития человека от яйца до новорождённого вес увеличивается почти в миллиард раз! (от  $3 \times 10^{-6}$  г до среднего веса новорождённого в 3200 г). Эмбрион, содержащий 1016 клеток (10 циклов деления или  $2^{10}$  клеток), имеет поперечный размер 1 мм.

\*В процессе эволюции преобразуются не тела, а механизмы, управляющие строительством тел.

**Эмбриональная диапауза.** От греч. *embryon* – *зародыш*, *dia* – *через, сквозь* и *pausa* – *перерыв, остановка*. Эмбриональный период покоя (остановка в развитии). Явление, обнаруженное у сумчатых животных, в частности, у кустарникового белого кенгуру *валлаби*, и заключающееся в том, что в процессе 12-месячного цикла беременности в течение 11 месяцев зародыш не имплантирован в стенку матки, а находится как бы в подвешенном состоянии. Новорождённый весит всего 0,5 г. и последующие 9 месяцев после рождения проводит в сумке матери, где питается молоком, в котором присутствуют очень активные антибиотики.

**Эмбриональная индукция.** От греч. *embryon* – *зародыш* и лат. *inductio* – *наведение*. Влияние уже детерминированной ткани на не детерминированную ткань, происходящее в процессе эмбрионального развития. Для такого влияния, как правило, необходим непосредственный контакт между тканями. Обычно влияющую ткань называют *организатором* или *организационным центром*. Индуктор\* (организатор) диктует только “что делать”, а “как делать” – зависит от реагирующей ткани.

\*От лат. *inductor* – *возбудитель*.

**Эмбриональные тельца.** Структуры, возникающие в результате агрегации эмбриональных стволовых клеток (ЭСК) в суспензионной культуре и имитирующие предимплантационную стадию развития эмбриона в условиях *in vitro*. Синоним – *эмбриоидные тельца* (см. **Эмбриоидные тельца**).

**Эмбриональный клеточный цикл.** Митотический цикл, в структуре которого отсутствуют G<sub>1</sub>- и G<sub>2</sub>-периоды, а S-период укорочен.

У млекопитающих, в том числе у человека, на самых ранних стадиях эмбриогенеза уже появляется незначительный по продолжительности G<sub>1</sub>-период (см. **Соматический клеточный цикл**).

**Эмбрионизация.** От греч. *embryon* – *зародыш* и *-ia* – *условия*. Понятие, с помощью которого наиболее точно описывается состояние, характеризующее раковые опухоли, вне зависимости от их типа. На опухоль следует смотреть, как на своеобразные *реминисценции* далекого *филогенетического* и недавнего *онтогенетического* прошлого. Обнаружено, что в раковых опухолях “пробуждаются” гены, присущие нашим далёким предтечам, жившим более 600 млн. лет назад, перед которыми стояла задача завоевания планеты, и которую можно было осуществить только одним путём – путём экспансивного деления. По-видимому, с появлением сложного процесса морфогенеза первичных организмов появились и запретительные механизмы, ограничивающие в определённый момент онтогенетического развития безудержную пролиферацию клеток (т. е. появилась система генов-супрессоров опухолей и генов ингибиторов клеточного цикла). Эти эволюционные наиболее поздние надстроечные механизмы с возрастом выходят из строя, и клетки “возвращаются” к своему первозданному состоянию. В связи с этим на рак стали смотреть как на *атавистическую* патологию. С другой стороны, рак – это и *онтогенетическая молодость* клеток. Отличительной способностью опухолевых клеток следует считать их *незрелость*, не способность к дефинитивной терминальной дифференцировке. Процесс трансформации часто сопровождается образованием раковыми клетками *эмбриональных белков*, синтез которых в норме всегда прекращается после рождения (см. **Фетопротейн**). Наконец, следует отметить, что эмбрионизация раковых клеток это своеобразный уровень защиты опухолей от гомеостатических механизмов защиты организма. Выставляя на поверхности эмбриональные антигены, раковые клетки обманывают иммунную систему организма, получая зачастую его поддержку. Мы уже хорошо знаем, что именно макрофаги, призванные уничтожать трансформированные клетки, стимулируют процесс ангиогенеза в солидных опухолях (см. **Стволовые опухолевые (раковые) клетки**).

**Эмбриоподобные тела.** Крупные пузырьчатые образования, возникающие у мышей при пересадке тератом, не содержащие клеток эмбриональной карциномы, хотя изначально сами они возникли из злокачественных зародышевых клеток. Могут дифференцироваться в ткани многих типов – костную, хрящевую, нервную, мышечную и даже в различные железы энтодермального происхождения. При дифференцировке перестают расти.

**Эмбриофиты.** От греч. *embryon* – *зародыш* и *phyton* – *растение*. Название, данное всем высшим растениям, из-за наличия в их онтогенезе зародыша (см. **Кормофиты**).

**Эмергенцы.** От нем. *Emergenz* – *выбывающийся* < лат. *emergo* – *выплывать, появляться*. Выросты эпидермиса и более глубоко лежащих

тканей на поверхности растений, имеющие различную форму (см. **Нектарники-эмергенцы**).

**Эмерин.** От лат. *emereo* (*ex mereo*) – *приходить к концу, заканчиваться* и *protein* – *белок* (“концевой белок”). Интегральный белок внутренней ядерной мембраны, закрепляющий белки ламины посредством ряда дополнительных белков, входящих в состав фиброзного слоя ламины (см. **Ламина**). Этой же функцией обладают интегральные белки LAR и LBR.

**Эметин.** От лат. *emeto* (*ex meto*) – *жать, косить*. Активное начало корня ипекакуаны\* (рвотного корня), специфически действующее при амёбной дизентерии. Наряду с хинином, *эметин* – самое раннее традиционное противомикробное средство, сохранившее своё значение до наших дней. При отравлении вызывает раздражение слизистых оболочек, рвоту и кровавый понос.

\*Кустарниковое растение семейства *мареновых*. Растёт во влажных тропических лесах Бразилии. Культивируется для получения корней, используемых как лекарственное сырьё.

**Эмерджентный.** От англ. *emergent* – *внезапно возникающий* < *emerge* – *всплывать* (лат. *emergeo* – *появляюсь*). Возникающий скачкообразно, внезапно усложняющийся. Как правило, это относится к скачкообразному усложнению биологических систем. Эмерджентные системы имеют определённый *критический* уровень сложности. К таким системам относятся “*жизнь*”, или мозг, но только генерирующий *сознание*.

**Эминенция.** От лат. *eminentia* – *выступ, нарост, выпуклость*. Анатомическое возвышение. Например, *медиальная эминенция* – часть гипоталамической воронки, залегающая в верхней части гипофизарной ножки на протяжении от зрительной хиазмы до отхождения пучка порталных вен.

**Эмиоцитоз.** От лат. *emitto* (*emittere*) – *выпускать* и греч. *kytos* – *клетка*. Форма клеточной секреции (экскреции). Через *эмиоцитоз*  $\beta$ -клетки островков Лангерганса выбрасывают во внеклеточную жидкость гранулы инсулина. Регуляция секреции инсулина осуществляется при участии АТФ-зависимых калиевых каналов, локализованных в плазматической мембране  $\beta$ -клеток. Каналы имеют октамерную структуру и состоят из 4-х идентичных внутренних субъединиц Kir6.2\*, образующих область селективного ионного фильтра, и четырёх идентичных внешних субъединиц SUR1 (*sulfonylurea receptor* – *рецепторы сульфомочевины*). Усиление метаболизма в  $\beta$ -клетках при возрастании уровня глюкозы в крови приводит к увеличению продукции АТФ (АТР), что, в свою очередь, приводит к закрытию калиевых каналов и деполяризации мембраны. В ответ на изменение мембранного потенциала открываются потенциал-зависимые кальциевые каналы, что повышает концентрацию ионов  $Ca^{2+}$  в цитозоле, которые инициируют освобождение гранул инсулина. При понижении уровня сахара в крови

калиевые каналы открываются, и секреция инсулина прекращается. Синоним – *экзоцитоз*.

\*Мутации, вызывающие замену некоторых аминокислот в субъединицах Kir6.2, могут приводить к развитию *неонатального диабета* (инсулин не секретируется) или, напротив, могут стать причиной спонтанной *гипогликемии* у детей (секреция инсулина не прекращается).

**Эмпатия.** От англ. empathy – *сочувствие, сопереживание* < греч. empatheia – *страсть*. Общеупотребительно, *эмпатия* – это коммуникативная способность понимать состояние другого человека и разделять его чувства. С биологической точки зрения – сложное психическое, коммуникативное поведение, связанное с восприятием и передачей животными эмоций. Хорошо известна заразительная зевота, свойственная не только людям, но и шимпанзе. Эмпатия, связанная с визуальными сигналами, а не обонянием, была обнаружена у лабораторных мышей, проходящих тесты на боль. В последние годы было установлено, что даже курицы (птицы, которых традиционно считали глупыми) способны к *эмпатии* и обладают коммуникативными навыками. Отсюда возникает этическая дилемма: не пора ли людям пересмотреть своё отношение к сельскохозяйственным животным?!

**Эмпиема.** От греч. empyēma – *нарыв, гнойник* < ruon – *гной*. Скопление гноя полем органе или в полости тела.

**Эмульсия.** От лат. e-mulsum < emulgare – *доить, выдаивать*. Коллоидная система, в которой одна жидкая фаза диспергирована в другой жидкой фазе.

**Эмфизема.** От греч. emphysema – *вздутие*. 1. Термин обозначает присутствие воздуха в интерстициальной ткани органа и внутренних пространствах тела (например, в средостении, в подкожной клетчатке), обычно лишённых его. 2. Серьёзное лёгочное заболевание, при котором в лёгких за счёт увеличения воздушных пространств (деструкции альвеол, расположенных дистальнее терминальных бронхиол) происходит чрезмерное скопление воздуха. При наследственной эмфиземе лёгких механизм развития заболевания связан с дефектом белка *α-1-антитрипсина*, который не секретируется, а накапливается и разрушается в гранулярном ЭПР. При эмфиземе часто единственным способом спасения жизни является трансплантация лёгких.

По прогнозам ВОЗ из-за ухудшения среды обитания эмфизема в структуре причин смертности к 2020 г. выйдет на третье место.

**Энамелизин.** От англ. enamel – *эмаль* и греч. lysis – *растворение*. Металлопротеиназа (ММП-20) матрикса (внеклеточного матрикса, ВКМ), деградирующая белок *энамелогенин* (амелогенин), продуцируемый *амелобластами* – клетками, секретирующими эмаль зубов (см. **Амелобласты**).

**Энантема.** От греч. en – *в, при* и antheō – *выступаю, высыпаю*. Сыпь любой этиологии, выступающая на слизистых оболочках.

**Энантиомерия.** От греч. *enantios* – *противоположный* и *meros* – *часть*. Вид изомерии химических соединений, молекулы которых асимметричны. Например, при оптической изомерии молекулы являются зеркальными отражениями друг друга и, соответственно, вращают плоскость поляризации света на один и тот же угол в противоположные стороны (правое и левое вращение). Такие изомеры обозначают как D- и L-изомеры, например, D- и L-аминокислоты, или D- и L-сахара. Смеси, содержащие равные количества *энантиомеров\**, называются *рацематами* и обозначаются символами d,l или ± (см. **Рацематы**).

\*Называются также *антиподами*.

**Энации.** От лат. *e-natus* < *e-nascog* – *вырастать, возникать*.  
1. Выросты поверхностных слоев стебля, представляющие собой мелкие листочки шиловидной или конической формы у псилофитовых (*Asteroxylon, Hornea, Rhynia*). 2. Чешуйки на черешках листьев у некоторых папоротников. Энации относятся к *филлоидам* (см. **Филлоиды**).

**Энграфмент.** От англ. *engraftment* – *прививка, внедрение* (инокуляция). Понятие, используемое в трансплантологии и характеризующее долю трансплантированных клеток, выживающих в раннем посттрансплантационном периоде.

**Эндартериит.** От греч. *endon* – *внутри*, артерия и суффикс “ит”, указывающий на воспаление. Воспаление внутренней оболочки (интимы) артерий.

**Эндемизм.** От греч. *endēmos* – *местный* (локальный) Распространение животных или растений только в определённом географическом районе (ограниченный территориально ареал обитания). Явление, противоположное *космополитизму*.

**Эндемический (эндемичный).** От греч. *endēmos* – *местный*. Свойственный только данной местности (эндемичный вид организмов).

**Эндемический зоб.** От греч. *endēmos* – *местный*. Недостаточность функций щитовидной железы (гипотиреоз), характеризующаяся значительным разрастанием (гипертрофией) её ткани (увеличением количества фолликулов), но снижением продукции тиреоидных гормонов. Зоб вызывается недостаточностью йода в пище и воде.

Распространение эндемического зоба значительно сократилось из-за повсеместного применения йодированной соли и морских продуктов в питании населения. В прошлые века в Альпах встречались кретины с зобом, волочившимся по земле.

**Эндемия (эндемические заболевания).** От греч. *endēmos* – *местный* и *-ia* – *условия*. 1. Так называются заболевания, постоянно распространённые в какой-нибудь отдельной географической местности. Например, *эндемический зоб* обусловлен недостаточностью йода в пище и воде в определённой местности (Альпийский эндемический зоб). 2. Долговременное (постоянное) сохранение очага инфекции в какой-либо местности (регионе).

**Эндемы.** От греч. *endēmos* – *местный*. Виды животных или растений, встречающиеся только в определённых географических районах (виды, свойственные только данной местности).

**Эндогенные опиаты.** От греч. *endon* – *внутри*, *genan* – *порождать* и опиаты – вещества со свойствами опия (опиума), где лат. *opium* < греч. *opos* – *сок растения*. Опиоидоподобные факторы, вырабатываемые в самом организме (см. **Эндорфины**).

**Эндогамия.** От греч. *endon* – *внутри* и *gamos* – *брак* (англ. *sexual union*). 1. Слияние половых клеток (гамет) близкородственных особей. 2. Половой союз между близкими родственниками. Синоним – *инбридинг*.

**Эндогенные вирусы.** От греч. *endon* – *внутри*, *genan* – *порождать*. Ретровирусы, присущие геному человека (*human endogenous retroviruses*), и приобретённые вследствие инфекций, происходивших в процессе эволюции у далёких предков человека (больше 25 млн. лет назад) или затронувших уже самого человека (после разделения ~6 млн. лет назад линий шимпанзе и человека). Долгое время эндогенные вирусы рассматривались как генетические паразиты, или как генетический “мусор”, представляющий собой в большинстве случаев неактивные продукты мутационной деградации, но сейчас мы уже знаем, что определённые гены эндогенных вирусов могут экспрессироваться в клетках некоторых тканей и сохраняются отбором. Экспериментально показано, что белки трёх генов вирусного происхождения *Syncytin1*, *Syncytin2* и *EnvPb1* способны инициировать слияние клеток в ходе формирования плаценты\*\* (см. **Синцитиальный трофобласт**). Эндогенные вирусы также называют *эндогенными ретровирусами* (см. **Эндогенные ретровирусы (ЭРВ)**).

\*Поскольку определённых генов вирусных оболочек нет у лемуров, но они есть у обезьян Старого и Нового Света, то исходные вирусы могли проникнуть и “прижиться” в геномах наших предков ещё раньше (больше 43 млн. лет назад), т. е. после разделения обезьян и лемуров.

\*\*Эти белки экспрессируются в развивающейся плаценте. Предполагают, что они могут также защищать эмбрион от иммунной системы матери, поскольку в них содержится участок, обладающий иммуносупрессивным действием. Наконец, белки вирусных оболочек, например, такие как ENVV<sub>1</sub>, ENVV<sub>2</sub> (от англ. *envelope* – *оболочка, обёртка* и *virus*) могут занимать и блокировать поверхностные рецепторы клеток, к которым прикрепляются “дикие” ретровирусы, что, естественно, препятствует проникновению вирусов в клетки, и защищает организм от инфекции.

**Эндогенные ретровирусы (ЭРВ).** От греч. *endon* – *внутри*, *genan* – *порождать*, лат. *retro* – *назад* и вирусы. Инертные вирусные частицы\*, несущие гены обратной транскриптазы (ревертазы), встроившиеся в геном человека очень давно в процессе эволюции (см. **Эндогенные вирусы**). Обнаруживаются во всех хромосомах и составляют до 1,3% генома человека. Синонимы – *Hervs* (аббревиатура от англ. *human endogenous*

*retroviruses*), *ретротранспозоны*, или *ретропозоны*. К эндогенным ретровирусам относят и самокопируемые (несущие ревертазу) последовательности ДНК, называемые *элементами LINE*.

\*Вирусы, потерявшие большую или меньшую часть своего генома, способные или неспособные к автономной ретропозиции; иногда от них остаётся только ген обратной транскриптазы.

**Эндодерма.** От греч. *endon* – *внутри* и *derma* – *кожа*. 1. В ботанике, внутренний слой клеток в стеблях и корнях растений, окружающий все внутренние ткани и отделяющий их от первичной коры. 2. В гистологии, синоним *энтодермы* (см. **Энтодерма**).

**Эндозоохория.** От греч. *endon* – *внутри*, *zoon* – *животное*, *choreo* – *продвигаюсь* и *-ia* – *условия*. Весьма эффективный способ распространения съедобных семян и плодов многих цветковых растений с помётом животных. При этом семена, проходя через желудочно-кишечный тракт, не только не перевариваются, но и активируются, приобретая всхожесть. Как правило, эндозоохорные растения имеют плоды или соплодия с яркой окраской и сильным ароматом, а поедаемые отдельно семена у них имеют сочную *саркотесту* или развитый *аррилус* (см. **Ариллус** и **Саркотеста**). Для эндозоохории наиболее значимы птицы, особенно если речь идёт о распространении семян на дальние расстояния. Для распространения семян важны также грызуны, обезьяны и рукокрылые.

**Эндогенный.** От греч. *endon* – *внутри* и *genan* – *порождать*. Например, эндогенный контроль пролиферации клеток (контроль, осуществляемый факторами внутриклеточного происхождения и локализации) (см. **Экзогенный**).

**Эндокардит.** От греч. *endon* – *внутри*, *kardia* – *сердце* и суффикса “ит”, указывающего на *воспаление*. Воспаление эндокарда, сопровождающееся поражением сердечных клапанов. Различают: 1. Острый бактериальный (инфекционный) эндокардит. Его вызывают пиогенные микроорганизмы типа гемолитического стрептококка или стафилококка. 2. Подострый инфекционный эндокардит, который обычно вызывается *Streptococcus fecalis* или *Streptococcus viridans* (зеленым стрептококком). 3. Абактериальный бородавчатый эндокардит. 4. Атипичный бородавчатый (синдром Либмана-Сакса). 5. Фибропластический париетальный (эндокардит Лёффлера). 6. Ревматический эндокардит (проявляется как часть ревматического процесса). 7. Вальвулярный (клапанный) эндокардит (см. **Вальвулярный**).

\*От нем. *Endokard* – внутренняя оболочка сердца (эндотелий и подэндотелиальный слой рыхлой соединительной ткани), выстилающая его полости и образующая створки клапанов.

**Эндокарпий.** От греч. *endon* – *внутри* и *karpos* – *плод*. Внутренний слой у сочных плодов (внутренний слой околоплодника). Иногда он очень твёрдый, например, у абрикоса, вишни, сливы (см. **Мезокарпий**, **Экзокарпий**).

**Эндокран.** От греч. *endon* – *внутри* и *kranion* – *череп*. 1. Внутренняя полость черепа, её форма, несущая отпечатки борозд, извилин и сосудов головного мозга. 2. Слепок внутренней поверхности черепа.

**Эндокринология\*.** От греч. *endon* – *внутри*, *krino* – *отделяю* (*krinein* – *освободить*) и *logos* – *учение, наука*. Наука о железах внутренней секреции\*\* – органах, имеющих железистое строение, но не имеющих выводных протоков, и потому выделяющих свои секреты (гормоны) непосредственно в кровь, которая переносит их к клеткам-мишеням любой локализации в теле\*\*\* (см. **Гормоны**). С общебиологической точки зрения *эндокринология* – наука о механизмах регуляции и интеграции функций в организме, изучающая также заболевания, вызванные нарушениями функционирования желез внутренней секреции.

\*Термин “эндокринология” ввёл в 1909 г. итальянский физиолог Пенде (см. Основы эндокринологии. Под ред. Н. М. Дразнина и М. Ф. Мережинского, Минск, “Беларусь”, 1967). Синоним – *гормонология*.

\*\*Понятие “внутренняя секреция” было введено в научный обиход французским физиологом Клодом Бернаром в 1855 г.

\*\*\*Все эндокринные органы, несмотря на различия в строении, форме и локализации, имеют одно общее свойство – у них отсутствуют выводные протоки (*glandulae sine ductibus*), и поэтому они относятся к *инкреторным* органам.

**Эндолецитальные яйца.** От греч. *endon* – *внутри* и *lekithos* – *яичный желток*. Яйца, запасующие питательные вещества непосредственно в цитоплазме яйцеклетки. Такие яйца характерны, например, для примитивных форм паразитических червей, у которых отсутствуют желточники. Многие плоские черви, особенно паразитические формы, способны образовывать огромное количество яиц (см. **Экзолецитальные яйца**).

**Эндолимфа.** От греч. *endon* – *внутри* и *lympha* – *чистая вода*. Жидкость, заполняющая полости внутреннего уха.

**Эндолитные лишайники.** От греч. *endon* – *внутри* и *lithos* – *камень*. Накипные лишайники с частичным погружением в субстрат, для которых субстратом служит камень. При этом лишайники, поселяющиеся на поверхности камня, называются *эпилитными* (где греч. *epi* – *сверху, над*).

**Эндометрий.** От греч. *endon* – *внутри*, *metra* – *матка*. Внутренняя выстилка матки, её слизистая оболочка, образованная призматическим эпителием. В состав эндометрия входит как мерцательный эпителий, так и клетки мерокринового типа секреции, выделяющие серозно-слизистый секрет. Эндометрий отличается очень высокой пластичностью и периодически обновляется (т. е. образован *децидуальными* клетками). При беременности играет барьерную роль, не пропуская к тканям плода лимфоциты и, тем самым, предотвращает его отторжение.

**Эндометриоз.** От греч. *endon* – *внутри*, *metra* – *матка* и *-osis* – *состояние*. Тяжёлое заболевание у женщин репродуктивного возраста. Характеризуется гипертрофией (разрастанием) выстилки матки – *эндометрия*. При этом отмечается избыточная продукция *эстрадиола*, а простагландинов в перитонеальной жидкости в 100 раз больше, чем в норме. При генерализованном эндометриозе ткань эндометрия может обнаруживаться в других органах (очаги эндометриоза, или эктопические опухоли эндометрия) (см. **Синдром “кровавых слёз”**). Показано, что комплексы железа с оксидом азота (препарат “Оксаком”)\* способны разрушать эндометриозные образования.

\*Оксаком – “*оксид азота комплекс*”. Препарат создан в 2008 г. в России (см. **Оксид азота**)

**Эндометрит.** От греч. *endon* – *внутри*, *metra* – *матка* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление эндометрия (слизистой оболочки матки).

**Эндомизий.** От греч. *endon* – *внутри* и *mys* – *мышца* (мускул). Рыхлая соединительнотканная оболочка, окружающая мышечное волокно произвольной (скелетной, поперечно-полосатой) мускулатуры.

**Эндомикориза.** От греч. *endon* – *внутри*, *mykes* – *гриб* и *rhiza* – *корень*. Иначе, *эндотрофная* микориза, где греч. *trophe* – *питание*. Микориза, в которой гифы внедряются через кору в паренхимные клетки корня. Такой тип микоризы характерен для большинства покрытосеменных растений.

**Эндомитоз\***. От греч. *endon* – *внутри* и *mitos* (μίτος) – *нить* (митоз). Процесс эндорепродукции ДНК, приводящий к полиплоидизации в результате нарушений в образовании аппарата деления (веретена деления). Сопровождается митотической конденсацией хромосом. Все эти процессы происходят внутри ядра без исчезновения ядерной оболочки. По мере протекания новых циклов эндомитоза размер ядра увеличивается в соответствии с увеличением плоидности, что приводит к образованию гигантских ядер.

\*Впервые это явление было изучено у водяного клопа *геррии* (водомерки).

**Эндоневрий.** От греч. *endon* – *внутри* и *neurion* – *нерв*. Осевой цилиндр нервного волокна. Образован скоплением пучков нейрофибрилл (коллагеновых протофибрилл).

**Эндонуклеазы.** От греч. *endon* – *внутри* и *нуклеазы*. Ферменты, расщепляющие внутренние фосфодиэфирные связи в полинуклеотидной цепи нуклеиновых кислот. Различаются специфичностью в отношении РНК, одноцепочечных и двухцепочечных ДНК (см. **Экзонуклеазы**).

**Эндоосмос.** От греч. *endon* – *внутри* и *osmos* – *толчок, давление*. Осмос, направленный внутрь клетки.

**Эндопаразиты.** От греч. *endon* – *внутри* и *parasitos* – *нахлебник*. Организмы, живущие в тканях или органах других организмов (живущие в теле хозяина).

**Эндопептидазы.** От греч. *endon* – *внутри*, *peptos* – *переваренный* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты (гидролазы), катализирующие гидролиз пептидных связей в удалённых от концов участках полипептидной цепи в белках и полипептидах (не на концах, где гидролиз ведут *экзопептидазы*).

**Эндоплазма.** От греч. *endon* – *внутри* и *plasma* – *нечто вылепленное*. Центральная часть цитоплазмы клеток, хорошо воспринимающая красители, поскольку заполнена большим числом мембранных вакуолей и каналов, соединяющихся друг с другом (*эндоплазматический ретикулум*, или *эндоплазматическая сеть*) (см. также *Эктоплазма* и *Эргастоплазма*). Синоним – *цитоплазма*. Термин чаще всего применяется для описания клеток простейших.

**Эндоплазматический ретикулум (ретикулюм, ЭР, RE)\*.** От греч. *endon* – *внутри*, *plasma* – *нечто вылепленное* и лат. *reticulum* – *сетка, сеточка*. Лабиринтоподобная мембранная внутриклеточная структура, состоящая из уплощённых полостей, мешочковидных цистерн, ветвящихся трубочек, соединённых друг с другом и занимающих большой объём цитоплазмы всех эукариотических клеток (кроме эритроцитов). ЭР делится на два типа – гладкий ЭР (англ. *smooth*) и шероховатый ЭР (гранулярный ЭР, англ. *rough*). В компартменте гладкого ЭР происходит синтез различных липидов, накопление кальция, а также окисление многих ксенобиотиков при участии детоксицирующих ферментов семейства цитохрома P450. Мембраны шероховатого ЭР, несущего на цитоплазматической поверхности многочисленные рибосомы, принимают участие в образовании комплекса Гольджи, лизосом, эндосом и секреторных пузырьков, а также плазматической мембраны. В полости шероховатого ЭР происходит процесс сворачивания пептидных молекул, образование дисульфидных связей и модификация белков, а также сборка субъединиц. Синоним – *эндоплазматическая сеть*.

\*Открыт в 1945 г. благодаря электронно-микроскопическим исследованиям тонких срезов культивируемых *in vitro* фибробластов цыплёнка, фиксированных OsO<sub>4</sub>, Портером, который и дал название “эндоплазматический ретикулум” (Porter K.R., 1948).

**Эндоподит.** От греч. *endon* – *внутри* и *podos* (*podī, pes*) – *нога* и *eidos* – *сходство*. Внутренняя, расположенная ближе к телу, ветвь двуветвистой конечности (расщеплённой ножки) у ракообразных (*Crustacea*) (см. *Экзоподит*). Синоним – *эндит*.

**Эндополиплоидия.** От греч. *endon* – *внутри*, *polyploos* – *многократный (многопутный)* и *eidos* – *вид*. Процесс увеличения числа хромосом без дальнейшего деления клетки. Синоним – *эндомитоз* (см. *Эндомитоз*).

**Эндо репликация.** От греч. *endon* – *внутри* и лат. *replicare* – *отражать*. Полиплоидизация хромосом в митотическом цикле (репликация без последующего расхождения хроматид).

**Эндорепродукция.** От греч. *endon* – *внутри*, лат. *re* – *снова* и *productio* – *произведение*. Буквально, воспроизведение внутри. Явление, при котором появляются соматические клетки с кратно увеличенным содержанием ДНК. Появление таких клеток связано с незавершённостью митоза или его отдельных этапов, вплоть до нарушения *цитотомии*. У беспозвоночных часто встречается эндорепродукция без митотической конденсации хромосом.

**Эндорфины.** От греч. *endon* – *внутри* и *морфины*\*. Эндогенные морфины (пептиды\*\* с морфиноподобными свойствами, представляющие собой физиологические наркотики), играющие также роль нейромедиаторов и нейромодуляторов. Название получили из-за того, что в ЦНС связываются с теми же рецепторами, что и *морфиновые опиаты*, играя роль эндогенных регуляторов чувствительности к боли. Влияют на поведение (эмоции), обучение и питание. Участвуют в регуляции температуры тела и кровяного давления. Способны также вызывать асимметричные изменения тонуса мускулатуры. При асимметричных поражениях мозга нарушается существующий в норме баланс эндорфинов. Биологическая роль эндорфинов заключается в защите ЦНС от перегрузок и перевозбуждения. Показано, что они способны переводить организм в состояние гипобиоза\*\*\*. Нервная система использует десятки различных веществ, передающих информацию об ощущениях, боли, удовольствии и т. д. Эндорфины могут играть важную роль в построении в нашем сознании более или менее искусственного представления о мире на основе образов, создаваемых органами чувств. (Учёные давно подозревают, что внешний мир строится изнутри.) В популярной литературе *эндорфины* называют “гормонами счастья и удовольствия”, поскольку они представляют собой естественные подавители тревоги и боли (см. **Энкефалины**). Синоним – *эндогенные опиаты*.

\*Название образовано от имени древнегреческого бога сновидений *Морфея* (“*Morpheios*”). Морфин (морфий) – алкалоид опийного мака.

\*\*Например,  $\beta$ -эндорфин образуется в гипофизе из проопиомеланокортина (ПОМК) – предшественника, общего для адренкортикотропного гормона (АКТГ) и  $\alpha$ -меланоцитостимулирующего гормона ( $\alpha$ -МСГ), и представляет собой С-концевой участок  $\beta$ -липотропина (см. **Липотропин**). Для образования  $\alpha$ - и  $\gamma$ -эндорфинов требуется отщепление от С-конца  $\beta$ -эндорфина 15 и 14 аминокислот соответственно. Экспрессия гена ПОМК обнаружена во многих тканях позвоночных, включая мозг, легкие, ЖКТ, половой тракт и лимфоциты.

\*\*\*Механизм такой защиты был закреплён эволюционно, поскольку способствует выживанию организма в пограничных для жизни условиях (при ранениях или травмах).

**Эндосимбиоз.** От греч. *endon* – *внутри* и *symbiosis* – *сожительство*.  
1. Взаимоотношения между двумя организмами, при которых один

организм существует внутри другого\* (см. **Бактериоциты**). 2. Совместное существование путём слияния (поглощение без переваривания) гипотетических одноклеточных организмов, приведшее на ранних этапах эволюции к созданию современных эукариотических клеточных форм, содержащих такие мембранные органеллы, как митохондрии\*\* и пластиды.

\*Примером эндосимбиоза могут служить *корневые клубеньки*, возникающие при инфицировании корневых волосков у некоторых растений бактериями группы *Rhizobium*, ассимилирующих атмосферный азот (см. **Факторы NOD**).

\*\*Филогенетический анализ рибосомных РНК и белков, цитохромоксидазы и NADH-дегидрогеназ митохондрий продемонстрировал близкое родство митохондрий с представителями  $\alpha$ -протеобактерий (домен эубактерий).

**Эндоскелет.** От греч. endon – *внутри* и skeleton – *высохшее тело*. Костный скелет тела у позвоночных животных. Термин подчёркивает противоположность понятию *экзоскелет* (внешний скелет).

**Эндосомы.** От греч. endon – *внутри* и soma – *тело*. Окаймлённые (покрытые клатрином) пиноцитозные или фагоцитозные пузырьки – продукты *эндоцитоза* (см. **Эндоцитоз**). Различают три типа эндосом: *пиносомы*, *фагосомы* и *одетые везикулы* (“окаймлённые пузырьки”). Эндосомы характеризуются более низким значением pH (4–5), чем другие вакуолярные структуры клетки. Это связано с наличием в мембранах эндосом протонного насоса ( $H^+$ -зависимой АТФазы). Сливаясь с первичной лизосомой, образуют *эндолизосомы* (вторичные гидролитические лизосомы или переваривающие лизосомы), которые расщепляют поглощённые биополимеры (внутри такой эндосомы возникают условия кислотной ванны).

**Эндосперм.** От греч. endon – *внутри* и sperma – *семя*. Запасающая ткань в семенах растений. У разных растений такими веществами могут быть нерастворимые полисахариды (крахмал, инулин), белки и масла в различных соотношениях, а также другие вещества, например, алкалоиды. В зависимости от этого различают крахмалистые, белковые и масляные семена. Раньше эндосперм называли “белком”. У большинства покрытосеменных растений клетки эндосперма имеют *триплоидный* набор хромосом. У некоторых видов лилейных эндосперм имеет *пентаплоидный* набор, а у растений семейства *перечных* наблюдается даже пятнадцатикратное увеличение числа хромосом в клетках эндосперма.

**Эндоспора.** От греч. endon – *внутри* и spora – *семя*. Спора, образующаяся внутри клетки. 1. Форма некоторых бактерий (с развитой оболочкой и редуцированной цитоплазмой), позволяющая им переживать неблагоприятные внешние условия. Эндоспоры часто образуют представители родов *Bacillus* и *Clostridium*. 2. Грибковая спора,

развивающаяся внутри клетки или в трубчатом (тубулярном) конце спорофора.

**Эндоспорий.** От греч. endon – *внутри* и spora – *спора*. Внутренняя оболочка споры. Синоним – *интина*.

**Эндостатин.** От греч. endon – *внутри* и states – *стоящий, остановленный*. Ингибитор пролиферации эндотелиальных клеток.

**Эндотелий.** От греч. endon – *внутри* и thele – *сосок*. Разновидность эпителиальной ткани, покрывающей изнутри кровеносные сосуды, а также образующей стенки капилляров. Эндотелий представлен гладкими эндотелиальными клетками, по форме напоминающими неполную трубку. Будучи интактной, гладкая поверхность эндотелия препятствует свёртыванию крови и, напротив, при повреждении эндотелий инициирует образование тромбов. Эндотелий обычно построен из одного слоя клеток (эндотелиоцитов). Однако в области артериовенозных анастомозов и около прекапиллярных сфинктеров эндотелий имеет многослойное строение.

**Эндотелиальные клетки.** От греч. endon – *внутри* и thele – *сосок*. Гладкие с поверхности клетки, выстилающие внутреннюю оболочку кровеносных сосудов (интиму), а также образующие стенки кровеносных капилляров и стенки синусоидов (печёночных капилляров). По форме напоминают неполную трубку. Под влиянием цитокинов и бактериальных токсинов эндотелиальные клетки активируются и, в свою очередь, продуцируют *цитокины* и молекулы адгезии, становясь участниками ранних этапов развития процессов воспаления, или формирования иммунного ответа (см. **Фенестры, Эндотелий**). Синоним – *эндотелиоциты*.

**Эндотелины.** От термина “эндотелий” – *эпителий, выстилающий изнутри сосуда* (внутренний эпителий). Пептидные “гормоны” – самые мощные из известных вазоактивных факторов, вызывающих сокращение гладкой мускулатуры. Противоположное действие оказывает эндотелиальный фактор релаксации (EDFR), действие которого идентично действию окиси азота (NO).

**Эндотермы.** От греч. endon – *внутри* и therme – *жар, тепло*. Теплокровные животные (млекопитающие и птицы), поддерживающие температуру своего тела постоянной за счёт активных метаболических процессов и не зависящие от температуры внешней среды (см. **Мезотермы, Эктотермы**). Синоним – *гомойотермные животные*.

**Эндотоксины.** От греч. endon – *внутри* и toxicon – *яд*. Токсические липополисахариды (LPS), содержащиеся в *наружной мембране* клеточной стенки (как составная её часть)\* грамотрицательных энтеробактерий. Освобождаются после гибели и распада бактерий в организме хозяина, вызывая сепсис, сопровождающийся рядом патологических состояний в виде лихорадки, диссеминированного внутрисосудистого свёртывания крови и гипотензии. Состоят из наружного полисахарида (О-антигена, или соматического антигена) и липида А (см. **Липид А, Пептидогликаны, Лактамазы**).

\*Отсюда и название “эндо”.

**Эндотрофы.** От греч. *endon* – *внутри* и *trophe* – *питание*. Паразитические организмы (например, грибы), поселяющиеся внутри питающего их организма.

**Эндифиты.** От греч. *endon* – *внутри* и *phyton* – *растение*. Растительные эндопаразиты (растительные организмы, обитающие в теле организма-хозяина) (см. **Эндопаразиты**).

**Эндоцикл.** От греч. *endon* – *внутри* и *kuklos* (лат. *cycle*) – *круг*. Изменённый (дефектный)\* клеточный цикл, не завершающийся расхождением дочерних хроматид (хромосом) и делением клетки. В таком цикле отсутствует митоз, а периоды G<sub>1</sub> и G<sub>2</sub> составляют один общий укороченный период G. Благодаря эндоциклу формируются политенные хромосомы. Эндоцикл может сопровождаться *недорепликацией* ДНК, поскольку в нём отсутствует контроль за полнотой завершения репликации.

\*В этом цикле не работают ряд циклинов и циклин-зависимых киназ, кроме тех, которые запускают S-фазу (осцилляторный комплекс Cdk2/циклин E).

**Эндоцитоз.** От греч. *endon* – *внутри*, *kytos* – *клетка* и *-osis* – *состояние*. Термин\*, обозначающий универсальный механизм проникновения внутрь клетки (поглощение клеткой) ультраструктурных частиц и макромолекул (например, ферритина, рибонуклеазы), которым трудно преодолеть барьер, создаваемый плазматической мембраной. При эндоцитозе определённый участок плазмалеммы изменяет форму – впячивается с последующим формированием сфероидных мембранных органелл – *везикул*, в результате чего поглощаемый материал оказывается заключённым внутри таких пузырьков, или *эндосом*. Различают три типа эндоцитоза: *пиноцитоз*, *фагоцитоз* и *специфический* (рецепторный) *эндоцитоз*, протекающие с образованием соответственно *пиносом*, *фагосом* и “окаймлённых пузырьков”. Выделяют также неспецифический (конститутивный) эндоцитоз, протекающий автоматически и приводящий к захвату даже чуждых для клетки веществ (например, сажи). Эндоцитоз хорошо выражен у простейших, макрофагов, форменных элементов белой крови, характерен для клеток печени и мозга (глиальных клеток) (см. **Пиноцитоз, Фагоцитоз, Специфический эндоцитоз, Цитоз**).

\*По утверждению французского гистолога и цитолога Анри Поликара (A. Policard, 1966) “эндоцитоз” – *термин новый и фактически бесполезный*.

**Эндоцитоз специфический.** От греч. *endon* – *внутри* и *kytos* – *клетка*. Опосредованный рецепторами эндоцитоз, приводящий к селективному поглощению веществ. Пример такого эндоцитоза – транспорт в клетку холестерина, находящегося в крови в составе липопротеидов низкой плотности (ЛПН), белковые компоненты которых узнаются специальными рецепторами, диффузно расположенными на поверхности различных клеток. После связывания лигандов\* такие

комплексы перемещаются в зону “окаймлённых ямок” и через механизм эндоцитоза интернализуются в цитоплазму.

\*Показано, что мутантные рецепторы, связав ЛНП, не аккумулируются в зоне “окаймлённых ямок”, что приводит к повышению уровня холестерина в крови и развитию атеросклероза (см. **Холестеринемия**).

**Эндофлеоидные лишайники.** От греч. endon – *внутри*, лат. fleo – *плакать, струить капли* и греч. eidos – *сходство, вид*. Накипные лишайники с частичным или полным погружением таллома в субстрат, для которых субстратом служит кора деревьев. Лишайники, поселяющиеся на поверхности коры деревьев, называются *эпифлеоидными* (где греч. еpi – *сверху, над*).

**Энергида.** От греч. energos – *действующий* и eidos – *сходство*.  
1. В общем смысле, ядро и окружающий его участок цитоплазмы в клетке.  
2. Участок протоплазмы многоядерных вегетативных тел\* (у водорослей и грибов), на который “распространяется” влияние одного ядра (его “сфера влияния”).

\*Например, многоядерные нерасчленённые тела имеют *сифоновые водоросли*, а тело *сифонокладных водорослей* подразделено поперечными перегородками на многоядерные отсеки.

**Энзимы\*.** От греч. en zyme – *в закваске*. См. **Ферменты**.

\*У этого слова своя история. Немецкий химик Эдуард Бухнер (1860–1917 гг.), получив экстракты дрожжевых клеток, предпринял попытку законсервировать их с помощью тростникового сахара (по аналогии с приготовлением фруктовых соков) и через несколько дней обнаружил, что жидкость, вместо того, чтобы законсервироваться, забродила. Бухнер предположил, что экстракты содержат вещества, сбрасывающие сахар (буквально превращающие воду в вино), которые он назвал *зимазой* (от греч. слова ζιμη – *дрожжи*). За эту работу Бухнер в 1907 г. получил Нобелевскую премию. В 1878 г. В. Кюне (1837–1900) такие внутриклеточные белки-*зимазы* предложил называть *энзимами*, где “en” означает *внутри*.

**Энкефалины.** От греч. en (endon) – *внутри* и kephalone – *голова*. Пептидные нейротрансмиттеры (эндогенные нейрогормоны, например, такие как мет-энкефалин или β-эндорфин) с опиатоподобными эффектами (естественные опиоды мозга), подавляющие болевые ощущения и обеспечивающие биохимию удовольствия. Считается, что они влияют на эмоции и имеют отношение к некоторым психическим заболеваниям. Стимулы, вызывающие удовольствие и наслаждение, побуждают нейроны так называемых “гедонических точек” коры головного мозга выделять энкефалины. Считается, что в соседних нейронах энкефалины запускают синтез *анандамида*, который, в свою очередь, усиливает выработку энкефалинов (см. **Анандамид, Эндорфины**).

Энкефалины также локализуются в нервных клетках желудка, двенадцатипёрстной кишки и желчного пузыря.

**Энофтальм.** От греч. en – в и ophthalmos – *глаз*. Западение глазного яблока внутрь глазницы или более глубокое, чем обычно, его расположение в глазнице. Наблюдается при поражениях вегетативных центров шейного отдела спинного мозга.

**Эноцианин.** От греч. en – *внутри, между* и kyanos – *лазурный*. Пигмент синеватого оттенка (антоциан) из кожицы винограда тёмных сортов.

**Эноциты.** От греч. enoikos – *житель* и kytos – *клетка*. Клетки у некоторых насекомых, синтезирующие гормон линьки  $\alpha$ -экдизон.

**Энтактин.** От лат. en – *внутри, между*, tactio – *прикосновение* и protein – *белок*. Небольшой гликопротеин внеклеточного матрикса, связывающий молекулы *ламелина* с коллагеном VI типа (образует между ними сшивки) и через интегриновые рецепторы, выступающие из клеточной поверхности, обеспечивает взаимодействие клетки с базальной мембраной (см. **Ламелины**). Синоним – *нидоген\**.

\*От лат. nida (nidum) – *относящийся к гнезду* и греч. genan – *порождать*. Буквально, необходимый для строительства гнезда (базальной мембраны).

**Энтерит.** От греч. enteron – *кишки* и суффикс “ит”, указывающий на воспаление. Воспаление тонких кишок.

**Энтеробактерии.** От греч. enteron – *кишка*. Семейство грамтрицательных бактерий, входящих в состав, как нормальной микрофлоры, так и патогенной, и обитающих в толстом отделе кишечника человека и животных. Часть из них являются факультативными аэробами, например, *E. coli*, но большинство представлено облигатными анаэробами, такими как *Bacteroides* (см. **Энтеротоксины**, **Эндотоксины**).

**Энтеробиоз.** От греч. enteron – *кишка*, bios – *жизнь* и -osis – *состояние*. Гельминтоз, остричная инфекция, вызываемая кишечной нематодой *Enterobius vermicularis* (острицей), весь жизненный цикл которой проходит в кишечнике человека (обычно у детей младшего возраста). Важный диагностический симптом энтеробиоза – перианальный зуд.

**Энтерогастрин.** От греч. enteron – *кишки* и gaster (gastros) – *желудок*. Гормоноподобный пептид, образующийся в слизистой оболочке двенадцатипёрстной кишки. Стимулятор желудочной секреции, активирующий третью (гуморальную) фазу желудочного сокоотделения, называемую также кишечной фазой.

**Энтерогастрон.** От греч. enteron – *кишки* и gaster (gastros) – *желудок*. Гормоноподобный регулятор, угнетающий желудочную секрецию.

**Энтерогеморрагия.** От греч. enteron – *кишки*, haima – *кровь*, (r)rhagnymi, (r)rhagēn”) – *истечение, рваться с истечением (кровоизлияние)* и -ia – *условия*. Кровавая диарея. Её, например, могут вызывать некоторые энтероинвазивные\* штаммы кишечной палочки (*Escherichia coli*).

\*Штаммы, вызывающие диарею путём инвазии и воспаления эпителия, выстилающего толстый отдел кишечника.

**Энтерокиназа\***. От греч. enteron – *кишка* и kinema – *движение* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Фермент, активирующий трипсиноген и превращающий его трипсин. Активация состоит в отщеплении от молекулы пепсиногена “парализующего” гексопептида.

\*Открыта в 1899 г. в лаборатории И. П. Павлова его учеником Н. П. Шеповальниковым. Павлов назвал энтерокиназу “ферментом фермента”.

**Энтероколит**. От греч. enteron – *кишки*, colon – *толстый отдел кишечника* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление тонкого и толстого кишечника.

**Энтерокринин**. От греч. enteron – *кишки* и krino – *выделяю, отделяю*. Гуморальный регулятор, возбуждающий перистальтические и маятникообразные движения кишечника. Подобным действием обладают также серотонин (5-гидроокситриптамин) и холин (ацетилхолин).

**Энтерон**. От греч. enteron – *кишки*. Общая пищеварительная полость у гидроидных полипов.

**Энтероптоз**. От греч. enteron – *кишки* и ptosis – *опущение*. Опущение кишечника и других органов брюшной полости, а также дряблый, отвисший живот при лептическом соматотипе.

**Энтеротоксигенный**. От греч. enteron – *кишка*, toxin – *яд* и genan – *порождать*. Характеристика кишечных микроорганизмов, вызывающих диарею (кишечную инфекцию). Энтеротоксигенностью обладают некоторые штаммы *Escherichia\**, а также *Salmonella*, *Shigella*, *Campilobacter* и др. грамотрицательные бактерии.

\*Частая причина диареи в развивающихся странах.

**Энтеротоксины**. От греч. enteron – *кишка* и toxin – *яд*. Белковые токсины, секретируемые энтеротоксигенными грамотрицательными энтеробактериями и нарушающие функции энтероцитов тонкой и тощей кишок (функции клеток толстого отдела кишечника обычно не поражаются). Так холерный вибрион *Vibrio cholerae* образует токсин (подобный термолабильному токсину некоторых штаммов *E. coli*), активирующий образование аденилатциклазы в энтероцитах тонкого отдела кишечника\*.

\*Энтеротоксин катализирует процесс АДФ-рибозилирования G-белка, что и стимулирует *необратимый* синтез циклазы. В результате в клетках возрастает уровень цАМФ и активируется зависящая от него протеинкиназа, фосфорилирующая, в свою очередь, белки ионных каналов. Всё это приводит к выходу из энтероцитов в просвет кишечника воды, калия и хлоридов и, как следствие, к водной диарее (потере воды и электролитов). Синоним – *экзотоксины*.

**Энтероциты**. От греч. enteron – *кишки* и kytos – *клетка*. Эпителиальные клетки, выстилающие тонкий отдел кишечника. Другими

словами, клетки всасывающего эпителия тонкого отдела кишечника, покрытые с апикальной стороны, смотрящей в просвет кишечника, микроворсинками\* (до нескольких тысяч на каждой клетке). Внутри каждой микроворсинки располагается пучок актиновых микрофиламентов в комплексе с миозином I-го типа, обуславливающих движение микроворсинок энтероцитов. Энтероциты прочно соединены друг с другом (бок о бок) с помощью межклеточных белковых структур, называемых “плотными контактами”, которые в норме проницаемы только для низкомолекулярных соединений. Энтероциты отвечают не только за процессы всасывания, но и обеспечивают феномен “пристеночного пищеварения”, создавая очень большую поверхность за счёт наличия микроворсинок. Поскольку *убаин* подавляет зависимый от натрия (сопряжённый с  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насосом) активный транспорт глюкозы в “щёточной каёмке” кишечного эпителия, постулировано существование в энтероцитах транспортного белка (переносчика), способного одновременно связывать своими различными участками глюкозу и  $\text{Na}^+$  (см. *Убаин*). Показано, что *энтероциты* повреждаются при целиакии (см. *Целиакия*).

\*Клетки, несущие “щёточную каёмку”.

**Энтероэндокринные клетки.** От греч. enteron – *кишки*, endon – *внутри* и krino – *отделяю*. Специальные клетки, диффузно встроенные в ткань кишечника, и выделяющие целый ряд гормонов, способствующих пищеварению, а также воздействующих на ствол головного мозга и, тем самым, регулирующих чувство голода и насыщения. В 2010 г. американский нейробиолог Диего Бохоркес (Diego Bohorquez) из университета Дьюка, анализируя электронно-микроскопические снимки, обнаружил, что энтероэндокринные клетки несут на поверхности выпячивания (шипики), напоминающие синапсы. В 2018 г. Бохоркес с соавт. в экспериментах на мышах показали, что энтероэндокринные клетки непосредственно взаимодействуют с вагусными нервными клетками и выделяют возбуждающий нейромедиатор глутамат (см. *Интрамуральные нейроны*).

**Энтинг.** От англ. anting – “*муравление*”. “Гигиеническая процедура” у птиц, связанная с разгребанием ими муравейников с целью освобождения перьев от паразитов (сбор муравьёв в перья и обработка их муравьиной кислотой).

**Энтодерма.** От греч. entos – *внутри* и derma – *кожа*. Внутренний первичный зародышевый листок раннего эмбриона, из которого в дальнейшем формируется первичная кишка. Синонимы – *эндодерма*, *гипобласт*.

**Энтомофилия.** От греч. entomon – *насекомое* и philia – *склонность*. Эволюционная приспособленность растений к перекрёстному опылению при участии насекомых.

**Энтомофилы.** От греч. entomon – *насекомое* и philia – *склонность*. Насекомоопыляемые растения. Энтомофильные цветки, как правило, ярко

окрашены, всегда выделяют нектар и имеют приятный запах, выделяя летучие эфирные масла (иногда растения энтомофилы имеют дурной запах). Пыльца у энтомофилов часто крупная, клейкая и с неровной поверхностью, что облегчает её захват и перенос.

**Энуклеация.** От лат. *ex* – *из* и *nucleus* – *ядро*. Удаление из клеток ядер с целью получения *цитопластов*.

**Энхансеры\***. От англ. *enhancer* – *усилитель* < *enhance* – *увеличивать, усиливать*. Специфические, *дистанционно* удалённые, регуляторные элементы (*цис*-действующие последовательности нуклеотидов), многократно увеличивающие, иногда в сотни раз, интенсивность экспрессии генов. Другими словами, регуляторные элементы генома, увеличивающие интенсивность использования РНК-полимеразой II эукариотических промоторов. Эти усилительные элементы оказывают своё действие независимо от своей ориентации, а также от того, с какой стороны гена и на каком удалении от него они находятся (*up stream* – 5'-области выше старта транскрипции, расположенные иногда на очень большом расстоянии от точки инициации транскрипции\*\*), (*down stream* – 3'-области ниже старта транскрипции) или в некодирующей области внутри гена)\*\*\*. Так энхансер  $\beta$ -глобина находится позади транскрибируемого гена, а энхансеры генов тяжёлых цепей иммуноглобулинов расположены в интронах (см. также **Цис-, Транс-регуляторные элементы**). Многие энхансеры – это высококонсервативные элементы, особенно энхансеры генов, отвечающих за морфологические признаки (участвующие в морфогенезе) и те его особенности, которые присущи всем позвоночным животным. Энхансеры являются элементами “*генетических переключателей*”, дополнительными компонентами которых служат факторы транскрипции, специфически соединяющиеся с “*сайтами связывания*” в энхансерах. Каждый ген имеет, по крайней мере, один энхансер, но многие гены имеют и по несколько *независимых* энхансеров, в то время как многие энхансеры могут влиять на работу нескольких генов. Каждый независимый энхансер самостоятельно контролирует экспрессию такого многофункционального (плейотропного) гена в разных типах клеток, в разных частях тела и на разных этапах онтогенеза организма. В результате ген может использоваться многократно, включаясь в разные генные сети (контексты, модули, паттерны), в которых изменяются его функции. В многофункциональных генах мутации в одном из энхансеров изменяют только одну какую-либо его функцию, и такие мутации служат инструментами эволюции. Тем самым, при кажущейся одинаковости генов, возникает великое разнообразие организмов и их особенностей (см. Развитие, “*Генетические переключатели*”, Энхансомы). Интересно также отметить, что всего одна точковая мутация в энхансере, например, замена С на Т, может прекратить активность последовательности как энхансера (показано для энхансера морфогена,

отвечающего за полидактилию и голопросэнцефалию) (см. **Голопросэнцефалия**).

Существует точка зрения на энхансеры как на одну из форм мобильных генетических элементов. Синоним – *усилители транскрипции*.

\*Энхансеры были обнаружены в 1981 г. у вируса SV40 Дж. Банерджи (J. Banerji), С. Раскони (S. Rusconi) и С. Шеффнером (S. Shaffner).

\*\*Энхансер и регулируемый им ген могут располагаться на хромосоме на расстоянии миллионов пар нуклеотидов.

\*\*\*Трёхмерность пространственной структуры хроматина в ядре позволяет линейно удалённым участкам на молекуле ДНК непосредственно взаимодействовать друг с другом. Обусловлено это способностью ДНК к формированию сложных петель, сближающих в пространстве регулируемые (ген) и регуляторные (энхансер) элементы генома. При этом такие сближенные петли ДНК удерживаются вместе при участии *длинных некодирующих РНК* (lincRNA) в комплексе с *медиатором*, который взаимодействует с белковым комплексом *когезина* (белками синаптонемного комплекса хромосом). Такое сближение петель ДНК обеспечивает усиление экспрессии гена (см. **Длинные интергенные некодирующие РНК, Медиаторы, Когезины**).

**Энхансеры латентные.** В буквальном смысле *скрытые* энхансеры, которые для проявления активности сами должны быть определённым образом активированы. Связано это с тем, что, по-видимому, нет однозначного соответствия между генами и активирующими их энхансерами. Считается, что многие энхансеры очень сильно зависят от linc-RNAs, связанных с определёнными комплексами белков, носящих название *медиаторы*, среди которых должны быть ферменты, отвечающие за соответствующие эпигенетические модификации в гистонах целевого гена, кодирующего белок (см. **Длинные интергенные некодирующие РНК**).

**Энхансосома.** От англ. enhanser – *усилитель* и греч. soma – *тело*. Кооперативный комплекс специфических факторов транскрипции, собранный на энхансере.

**Энхилемма (энхилема).** От греч. en – *в*, chimus – *сок* и lemma – *оболочка*. В классической цитологии *энхилемма* – матрикс ультраструктурных органелл клетки (например, системы эндоплазматической сети, лизосом). Антитеза *основной плазмы*.

**Энцефалон.** От греч. enkerphalos (en-kerphale – *в голове*) – *мозг*. Головной мозг (англ. brain). Часть головного мозга, расположенная между спинным мозгом и большими полушариями, называется *стволом мозга* (англ. brain stem) и включает продолговатый мозг, мост, мозжечок, средний и промежуточный мозг.

**Энцефалопатия.** От греч. enkerphalos – *мозг* и pathos – *страдание, болезнь*. Термин, охватывающий любое органическое заболевание

головного мозга. Синонимы – *церебрпатия, цефалопатия, энцефалоз, цереброз.*

**Энцефалофония.** От греч. enkerphalos – *мозг* и phone – *звук, голос.* Образно “музыка мозга”. Метод компьютерного преобразования энцефалограмм в особую музыку, которая у каждого человека своя. Помогает лечить различные нарушения сна или справляться с перегрузками при усвоении больших массивов информации в сжатые сроки.

**Эозинофилия.** От греч. eös – *заря*, philia – *склонность* и -ia – *условия.* Увеличение числа эозинофилов выше крайнего предела суточных колебаний. Наблюдается при аллергических реакциях, глистных и паразитарных инвазиях, а также при аутоиммунных процессах (заболеваниях\*). Увеличение количества эозинофилов при глистных инвазиях происходит под влиянием интерлейкина-5 (IL-5), который синтезируется клоном Т-хелперных клеток Th-2.

\*Заболевания, при которых в организме появляются антитела против собственных клеток.

**Эозинофилы (эозинофильные гранулоциты).** От греч. eös – *заря* и philia – *склонность* (phileo – *люблю*). Одна из форм полиморфноядерных зернистых фагоцитирующих лейкоцитов (гранулоцитов), в цитоплазме которых содержатся крупные ацидофильные гранулы, окрашивающиеся кислыми красителями, например, *эозином*. Составляют 2–4 % всех лейкоцитов периферической крови (число эозинофилов претерпевает суточные колебания\*). Синоним – *оксифил.*

\*Зависит от уровня глюкокортикоидов крови (при повышении уровня последних число эозинофилов падает).

**Эомайя.** От греч. eös – *заря* и maia – *мать* (Eötaja skarcoria). Буквально, древняя мать, которая умела карабкаться. Первое плацентарное млекопитающее массой ~50 г, жившее 125 млн. лет назад (в Меловом периоде). Почти полный скелет был обнаружен в Китае. Животное имело шерстный покров, лазало по деревьям и питалось насекомыми.

**Эоциты.** От греч. eös – *утренняя заря* и kytos – *клетка.* Буквально, *первоначальные* или *ранние* клетки. Название, данное недавно открытым термофильным, ассимилирующим серу археям, образующим сильно разветвлённую эволюционную линию, связанную с линией эукариот.

**Эпагоны.** От греч. epagone – *привлекать* (epagoge – *приведение* < agogein – *привлекать*). Вещества, привлекающие других особей своего вида. Действуют преимущественно на половозрелых взрослых особей противоположного пола (см. **Феромоны**). Синонимы – *апелленты, половые аттрактанты.*

**Эпендима.** От греч. ependyma – *верхний покров.* Оболочка, выстилающая желудочки головного мозга и спинномозговой (центральный) канал. Состоит из слоя клеток *эпендимоцитов*, находящихся на границе с центральным каналом спинного мозга и на границе полостей желудочков мозга, содержащих *ликвор* (см.

**Ликвор).** Заболевания эпендимы могут приводить к *гидроцефалии, гидромиелии, синингомиелии* и *кистам мозжечка*. Синоним – *эпителий эпендимальный*.

**Эпендимобласт.** От греч. ependyma – *верхний покров* и blastos – *росток*. Клетка – предшественник эпендимоцитов, образующих эпендиму (см. **Эпендима**).

**Эпендимома.** От греч. ependyma – *верхний покров* и oma – *опухоль*. Глиомная опухоль, происходящая из недифференцированных эпендимальных клеток, имеющих тенденцию располагаться вокруг кровеносных сосудов (хорошо васкуляризованные опухоли). Медленно растущие эпендимомы спинного мозга чаще встречаются у детей (иногда возникают в возрасте до 3-х лет). Синонимы – *эпендиоглиома* и *эпителиальная глиома* (см. **Глиома**).

**Эпендимоциты.** От греч. ependyma – *верхний покров* и kytos – *клетка*. Эпендимные клетки, образующие эпендиму (см. **Эпендима**).

**Эпендиум.** От греч. ependyma – *верхний покров*. Однослойный эпителий оболочки *эпендимы*. Клетки этого эпителия (эпендимоциты) соединены друг с другом плотными контактами с участием белка *окклюдина*, получившими название “замыкающих пластинок”, области которых плохо проницаемы для ионов и макромолекул (см. **Окклюдин**, **Эпендима**).

**Эпибласт.** От греч. epi – *на, над* (сверху) и blast – *росток*.  
1. В эмбриологии, часть внутренней клеточной массы (ВКМ), прилежащая к трофобласту, из которой развиваются зародышевые листки эмбриона, первичные половые клетки (ППК) и экстраэмбриональная мезодерма (см. **Внутренняя клеточная масса (ВКМ)**). Синоним – *эктобласт*.

2. В ботанике, чешуевидный вырост на наружной стороне зародыша. Характерен для многих злаков.

**Эпиблема.** От греч. epiblema – *покрытие, покрывало*. 1. Ткань, покрывающая корни растений, по мере роста которых замещающаяся *экзодермой*. 2. Волосконосный одноклеточный слой корня, способный к всасыванию влаги и питательных веществ из почвы. Первичная барьерная корневая ткань, отличающаяся недолговечностью. Постоянно образуется вблизи конуса нарастания из клеток *дерматогена*. Синоним – *ризодерма* (см. **Трихобласты**, **Ризодерма**).

**Эпиболия.** От epibole – *покрытие* и -ia – *условия*. Способ гастрюляции, при котором клетки анимальной области зародыша распространяются по его вегетативной области.

**Эпигастрий.** От греч. epi – *на, над, сверху* и gaster (gastros) – *желудок*. Верхняя область живота, выше пупка и ниже грудины. Например, *эпигастральные боли*.

**Эпигеальный.** От греч. epi – *на, над, сверху* и ge (geo) – *земля*. Название надземного типа прорастания семян. Подземный тип прорастания – *гипогеальный*.

**Эпигенез.** От греч. *epi* – *на, над* и *genesis* – *происхождение*. Термин, относящийся к биологии развития и являющийся основным понятием *эпигенетической доктрины*, выдвинутой во второй половине XVIII века в противовес господствовавшему *преформизму* (см. **Преформизм**), и объясняющей процесс зародышевого развития организма как осуществление последовательных новообразований из бесструктурной плазмы (субстанции) оплодотворённого яйца. Согласно современным представлениям сложное устройство многоклеточного организма возникает из относительно просто устроенной одноклеточной зиготы в результате развёртывания генетической программы в процессе взаимодействия генов и окружающей среды, а не является изначально заложенным в яйцеклетку. Эпигенез по своей сути обуславливает однонаправленность эмбрионального развития.

**Эпигенетика\*.** От греч. *epi* – *на, над* и *генетика*. Новое направление генетики, изучающее наследуемые изменения генной активности, реализуемые в процессе развития (онтогенеза) и клеточного деления, и не затрагивающие структуру ДНК. Другими словами, *эпигенетика изучает влияние факторов окружающей среды на наследственные механизмы и экспрессию генов у потомков*. Термин “эпигенетика” подразумевает, что кроме генетического уровня существует ещё и надгенетический уровень наследственной информации, который оказывает решающее влияние на фенотип и здоровье организма\*\*. Хорошо известно, что упорядоченность расположения щетинок на теле дрозофилы чётко закодирована в её ДНК и определяется соответствующими генами, а вот у инфузорий (*Paramecium*) форма и организация кортикального слоя клетки передаётся потомству без прямого участия ДНК, поскольку у генетически одинаковых особей возможны различные типы его организации (см. **Пелликула**). Информация на эпигенетическом уровне обусловлена не генами (она не затрагивает структурную основу ДНК), а касается только механизмов регуляции их активности. Уже хорошо известно, что модификации ДНК, гистонов и других белковых структур хроматина представляют собой молекулярную основу *эпигенетики*. Эпигенетические изменения в структуре хроматина модулируют использование клеткой генома, поскольку хроматин – это способ организации информации в клетках с разной специализацией. Эпигенетические изменения охватывают разные формы модификации хроматина, расставляя по геному особые “знаки”, или “метки”. К ним относятся: 1. Модификация гистонов. 2. Вариативность состава гистонов. 3. Ремоделинг хроматина. 4. Метилирование ДНК и некодирующих РНК, и ряд других модификаций. Эти “метки” при клеточных делениях могут наследоваться и вносят свой вклад в детерминацию фенотипа. Поэтому эпигеном варьирует от типа клетки и её реакций на внешние и внутренние сигналы, которые она получает. Незначительные изменения в структурах хроматина, вызванные метилированием ДНК, ацетилизацией и другими химическими

модификациями гистонов приводят к изменениям в характере экспрессии генов (подавлению одних и усилению других). Проще говоря, *метилование* – это сигналы к выключению генов, а *ацетилование* – к их включению\*\*\*. Например, в раковой клетке эпигенетические структуры могут выключить гены-супрессоры (гены-подавители) деления клетки и включить гены, побуждающие клетку к делению, что может привести к её неконтрольному делению и образованию клональной опухоли. Для некоторых типов рака уже известны такие аномалии и, к сожалению, иногда они могут носить наследственный характер, т. е. передаваться от одного поколения к другому. В то же время в большинстве случаев эпигенетические изменения обратимы и передаются только от клетки к клетке в пределах жизни одного организма, поскольку могут быть активированы или подавлены соответствующие ферменты. Связано это с тем, что эпигенетические изменения происходят под действием индуцирующих их стимулов, при отмене которых они со временем исчезают (см. **Метилование ДНК, Ацетилование, “Гистоновый код”, Эпигенетические факторы**).

\*Термин ввёл в 1939–1940 гг. английский биолог К. Уоддингтон (С. Н. Waddington) для обозначения процесса взаимодействия генов и среды при формировании фенотипа, произведя его от слова “эпигенезис”, под которым понималось постепенное и последовательное новообразование органов и частей тела зародыша в процессе развития (согласно представлениям У. Гарвея, Ж. Бюффона и К. Ф. Вольфа, борющихся с *преформизмом*). Под словом “эпигенетика” Уоддингтон понимал механизмы, в результате действия которых в различных клетках работают разные гены. Согласно принятому в настоящее время определению, предложенному американским генетиком Артуром Риггсом и соавторами (A. D. Riggs et al., 1996), “эпигенетика” изучает митотически и/или мейотически наследуемые изменения функции генов, которые не могут быть объяснены изменениями в последовательности ДНК. Следует отметить, что до сих пор термин “эпигенетика” разные авторы наполняют различным содержанием.

\*\*Эпигенетическими факторами объясняется появление через поколение определённых наследственных заболеваний в некоторых родословных. Предполагают, что многие заболевания от онкологических до шизофрении и депрессивных синдромов обусловлены нарушениями на эпигенетическом уровне. Скорее всего, и механизмы старения реализуются на эпигенетическом уровне регуляции.

\*\*\*В большинстве случаев метилование препятствует включению генов (показано на личинках пчёл, превращающихся в половозрелых самок-маток и личинках, превращающихся в рабочих пчёл), хотя бывают и обратные процессы.

**Эпигенетический профиль.** От греч. *epi* – на, над, *генетика* и фр. *profil* – очертание. Совокупность эпигенетических черт отдельного организма. Актуальной проблемой становится получение эпигенетических

профилей тех или иных заболеваний и установления тех профилей, которые являются предвестниками заболеваний. Так, например, показано, что у заядлых курильщиков возникает масса эпигенетических изменений. Эпигенетическая часть генома может поддаваться различным воздействиям (индуцирующим стимулам). Уже появились лекарства, действующие на эпигенетическом уровне, например, подавляющие метилирование Vidasa и Dacogen; для обоих препаратов уже доказана эффективность в лечении миелодиспластического синдрома – предшественника лейкоза. Показано также, что препарат Zolinza, ускоряющий ацетилирование, помогает при кожной Т-клеточной лимфоме.

Эпигенетический анализ в недалёком будущем станет важнейшим элементом новой, персонифицированной медицины.

**Эпигенетический сайленсинг.** От греч. *epi* – *на, над* и *генетика*, англ. *silencing* – *молчание, тишина*. Эпигенетическое глушение. Механизмы избирательного подавления активности генов. К ним относятся хромосомный сайленсинг и РНК-интерференция, которые используются для подавления активности генов, вовлечённых в развитие какой-либо патологии, например, для лечения СПИДа.

**Эпигенетические факторы.** Факторы, которые модифицируют проявление гена (характер его экспрессии), не меняя последовательности нуклеотидов и оставаясь стабильными на протяжении ряда делений клеток. Эти факторы изменяют пространственную структуру хроматина (главным образом, вокруг гистонов), что может “выключать надолго” гены, лежащие в локусах с такой изменённой структурой. К эпигенетическим факторам относятся процессы метилирования ДНК, ацетилирования, АДФ-рибозилирования, биотинилирования, убиквитинирования и сумоилирования гистонов, а также некодирующие РНК и процессы ремоделирования хроматина (см. “Гистоновый код”).

**Эпигенетический феномен.** Обратимое изменение активности гена за счёт модификации хроматина, например, метилирования ДНК по цитозину.

**Эпигеном.** От греч. *epi* – *на, над* и *геном*. Вся совокупность эпигенетических характеристик клетки. Эпигеном варьирует в зависимости от типа специализации клетки и её реакций на различные стимулы и воздействия. Поэтому, если геном относительно инвариантен по нуклеотидным последовательностям, то эпигеном отличается вариативностью (диверсифицированностью) в разных клетках. К тому же он может быть репрограммирован, и клетка может подвергнуться трансдифференцировке (реверсии дифференцировки). (См. **Эпигенетика**. Под. ред. С. Д. Эллиса, Т. Дженювейна, Д. Реинберга. Техносфера, Москва, 2010, 496 с., **Эпигенетика**. Под. ред. С. М. Закияна, В. В. Власова, Е. В. Дементьевой, Новосибирск, Издательство СО РАН, 2012, 579 с.).

**Эпидемия.** От греч. *epidemia* – *повальная болезнь* (где *epi* – *над, сверху*, *demos* – *народ* и *-ia* - *условия*). Резкое повышение числа случаев какого-либо заболевания (например, инфекционного) до уровня

значительно превышающего уровень, обычный для данного района (региона, или ограниченной территории). Иногда эпидемии могут длиться десятилетиями; такое поведение характерно, например, для туберкулёза в некоторых странах с крайней нищетой (см. **Пандения**). Синоним – *вспышка заболевания*.

**Эпидермальные ниши.** От греч. *epi* – *на, над* и *derma* – *кожа*, нем. *Nische* < итал. *nicchia* < лат. *nidus* – *гнездо*. Особые участки дермы, образованные на ранних стадиях внутриутробного развития и содержащие группы *неспециализированных эпидермальных стволовых клеток*. В этих участках кожи сигнальные белки направляют дифференцировку стволовых клеток в направлении развития эпидермальных клеток, клеток волосяных фолликулов, а также мерокриновых, апокриновых или сальных желёз. Ниши обладают способностью к самоподдержанию. Синоним – *ниши эпидермальных стволовых клеток*.

**Эпидермис.** От греч. *epi* – *на, над, сверху, поверх* и *derma* – *кожа*.

1. У высших растений – наружная покровная ткань (кожица).
2. У животных – верхний слой кожи, состоящий из мёртвых ороговевших плоских клеток эпителия *кератиноцитов*, сцементированных межклеточными липидами и образующих роговые чешуйки. Белки эпидермиса человека по сравнению с кожей шимпанзе придают нашей коже особую прочность и водостойкость, что имеет первостепенное значение при отсутствии защитного слоя шерсти. Большинство генов, определяющих развитие рогового слоя кожи, довольно древние, и их последовательности у разных видов позвоночных сходны, а вот у человека они отличаются, и наши *кератиноциты* содержат уникальные разновидности роговых белков *кератинов* и *инволюкринов\**. Слущенные пластинки (чешуйки) кератиноцитов представляют собой перхоть (см. **Кератиноциты**).

\*Сравнение геномов человека и шимпанзе показало, что одно из наиболее сильных отличий связано именно с генами, отвечающими за свойства кожи.

**Эпидидимис.** От греч. *epi* – *на, над, сверху* и *didimos* (*didimys*) – *двойной, близнец* (яичко). Придаток яичка (прибавочная часть яичка, или *барышка\**, устар.).

\*В. Даль. Толковый словарь живого великорусского языка.

**Эпидидимит.** От греч. *epi* – *на, над, сверху*, *didimos* – *мужское яичко* и суффикса “ит”, указывающего на воспаление. Воспаление придатка яичка *эпидидимиса*.

**Эпизоохория.** От греч. *epi* – *на, над, сверху*, *zoon* – *животное*, *choreo* – *продвигаюсь* и *-ia* – *условия*. Способ распространения так называемых *адаптированных диаспор* (плодов, плодиков, соплодий) некоторых цветковых растений, основанный на наличии различных прицепков, крючков, как, например, у лопуха и череды, и липучек (клеяких веществ). Таким приспособлением обладают семена бешеного огурца, которые покрыты клейкой слизью.

**Эпикант.** От греч. *epi* – на, над, сверху и нем. *Kante* – напуск < греч. *kanthos* (*canthi, canthus*) – угол глазной щели (медиальный или латеральный). Складка кожи, покрывающая внутренний угол глаза (слёзный бугорок), характерная для монголоидного типа лица. Наряду с толстым верхним веком, хорошо защищающим глаз от ветра и пыли, создаёт раскосую форму глаза. Синонимы – *эпикантус*, “третье веко”.

**Эпикард.** От греч. *epi* – над, сверху и *kardia* – сердце. Наружная серозная оболочка сердца, представляющая собой внутренний листок перикарда (*lamina visceralis* – висцеральная пластинка, непосредственно покрывающая сердце). В эпикарде у мышей обнаружены клетки со свойствами клеток-предшественников, способные к миграции внутрь сердечной мышцы и превращению в зрелые кардиомиоциты. Показано, что у эмбрионов мышей небольшой белок из вилочковой железы (тимуса) – тимозин  $\beta 4$  может стимулировать клетки-предшественники к формированию кровеносных сосудов и образованию новых кардиомиоцитов. Показано также, что у взрослых мышей этот белок активирует работу маркёрного гена эпикарда *Wt1* и после искусственного повреждения миокарда вызывает миграцию клеток-предшественников в зону повреждения, где они дифференцируются в функционально полноценные кардиомиоциты. Если для человеческого сердца свойственен тот же природный механизм регенерации, что и у мыши, то открываются радужные перспективы разработки нового метода лечения повреждённого после инфаркта миокарда.

**Эпикардия.** От греч. *epi* – над, сверху и *kardia* – сердце. Абдоминальная часть пищевода (между пищеводным отверстием и кардией). Кардия – часть желудка, примыкающая к отверстию пищевода (кардиальному отверстию).

**Эпикотиль.** От греч. *epi* – на, над, сверху и *kotyle* – углубление. Часть стебля в зародыше или проростке, находящаяся между семядолями и первым листьями (см. **Гипокотиль**). Синоним – *надсемядольное колено*.

**Эпикутикула.** От греч. *epi* – над, сверху и лат. *cuticula* – кожица. Восковидная наружная оболочка панциря у членистоногих (насекомых), например, муравьёв, предохраняющая тело от высыхания и состоящая из белков, связанных с танинами, фенолов, хинонов, токсичных липидов, свободных жирных кислот и кутикулярных углеводов. Несёт различные коммуникативные запахи\*, воспринимаемые другими муравьями с помощью антенн (усиков) (см. **Кутикула**).

\*У некоторых видов муравьёв химия кутикулярных углеводов соответствует условиям среды. Отсюда, например, гнездовые особи и особи-фуражиры пахнут по-разному. Запахи муравьёв отражают выполняемые ими функции, а активность колонии регулируется с помощью взаимодействий, основанных на обонянии.

**Эпилепсия.** От греч. *epilepsia* < *epilambano* – связываю. По определению ВОЗ эпилепсия – это хроническое заболевание головного мозга, характеризующееся периодически наступающими повторными

приступами судорог с потерей сознания\*\*, которые возникают в результате чрезмерной активности нейронов (генерируемой эпилептическим очагом) и сопровождаются различными клиническими и параклиническими проявлениями.

\*Устаревшее название эпилепсии – “болезнь падучая” (лат. *caduca*), но слово “падучая” возникло не от того, что больные эпилепсией падают, а неправильной транслитерации слова “кадука”, которое близко к слову кадуцей\*\*\* (*caduceus* – *священный*). Болезнь издревле называли *священной* из-за того, что ею часто страдали императоры.

\*\*Внезапное кратковременное помрачение сознания, возникающее при некоторых формах эпилепсии, называется абсансом (от фр. *absence* – *отсутствие*).

\*\*\*Кадуцей – в античной мифологии – священный (магический) жезл Гермеса (Меркурия), обвитый двумя змеями.

**Эпимеры.** От греч. *epi* – *на, над, при, сверху* и *meros* – *часть*. Изомеры простых сахаров, различающиеся конфигурацией в положении – Н и –ОН групп при втором, третьем и четвертом атомах углерода. Например, биологически важные эпимеры глюкозы – *манноза* и *галактоза*, образующиеся, соответственно, путём эпимеризации при 2 и 4 атомах углерода.

**Эпиморфическая регенерация.** От греч. *epi* – *на, над*, *morphe* – *форма* и лат. *regeneratio* – *возрождение*. Восстановление организмом повреждённых или утраченных органов и частей тела. Например, регенерация утраченного хвоста у ящерицы. К этой форме регенерации относится также способность тритона или рыбы-зебры восстанавливать утраченные целые органы. Хорошо известно, что пауки-птицееды способны за 3–4 линьки полностью восстановить потерянную конечность. Процесс регенерации подчиняется важной закономерности, характерной для эволюции высших форм животных: чем выше уровень организации животного, тем ниже у него способность к регенерации. Из позвоночных животных *саламандра* – единственное существо, обладающее уникальной способностью полностью отращивать утраченные конечности (причём многожды!).

**Эпиморфоз.** От греч. *epi* – *на, над* и *morphosis* – *изменение формы* (*morphe* – *форма* и *-osis* – *состояние*). Послезародышевое развитие организма.

**Эпимутации (эпигенетические мутации).** От греч. *epi* – *на, над* и лат. *mutatio* – *изменение, перемена*. Обобщённый, не строгий термин, обозначающий любые изменения в нормальном характере модифицирования ДНК и белков хроматина (изменения в расположении и числе эпигенетических “меток”), которые, меняя режим работы целевых генов, могут приводить к драматическим последствиям для организма. Возможно, что эпимутации отвечают за развитие таких сложных по патогенезу заболеваний как артериальная гипертензия, диабет, рак, шизофрения и др., иногда передающихся загадочным образом через

поколения. Эпигенетическими мутациями можно объяснить различия в возникновении наследственных заболеваний у однойцевых близнецов, несмотря на полную идентичность их геномной ДНК (см. **Дискордантность**).

**Эпинефрин.** От греч. *epi* – *на, над, сверху* и *perhros* – *почка*. Гормон мозгового слоя надпочечников. Обладает противогистаминным действием. Синоним – *адреналин* (см. **Адреналин**).

**Эпипланктон.** От греч. *epi* – *на, над, сверху* и *plankton* – *блуждающий*. Поверхностный планктон (см. **Планктон**).

**Эпиподиты.** От греч. *epi* – *над, сверху*, *podos* – *нога* и *eidos* – *сходство*. Тонкостенные пластинчатые или ветвистые наружные выросты *протоподитов* ножек у ракообразных. Представляют собой органы газообмена – жабры (см. **Протоподиты**).

**Эписомы.** От греч. *epi* – *на, над, сверху* и *soma* – *тело*.  
1. Самореплицирующиеся экстрахромосомные генетические факторы.  
2. Плазмиды, способные интегрироваться в бактериальную ДНК. Другим словами, внехромосомные (автономные) генетические факторы.

**Эпистаз.** От греч. *epistatos* – *остановка*. Взаимодействие двух неаллельных генов, при котором аллель одного гена подавляет аллели другого гена и это взаимодействие проявляется фенотипическими эффектами. Гены, подавляющие действие других генов, называются *генами-супрессорами* или *генами-ингибиторами*. Явление, очень похожее на взаимодействие доминантного и рецессивного аллельных генов, но происходящее не внутри одинаковых аллелей, а на уровне разных генов (генов, локализованных в разных локусах хромосом). Эти взаимодействия проявляются некумулятивно, т. е. совместный эффект двух генов представляет собой нечто иное, чем сумма эффектов каждого из них. Если термин используется для обозначения взаимодействия между генами одного и того же локуса, то в этом случае *доминантность* и *рецессивность* генов рассматриваются как особая разновидность эпистаза. Различают два типа эпистаза: *доминантный* и *рецессивный*. Рецессивный эпистаз – это такой тип взаимодействия, при котором рецессивный аллель гена, будучи в гомозиготном состоянии, не даёт проявиться доминантной или рецессивной аллели другого гена ( $\alpha\alpha > B, \alpha\alpha > \beta\beta$ ). Примерами рецессивного эпистаза могут быть “*бомбейская*” группа крови и *альбинизм*. Синоним – *супрессия*.

**Эпиталамин.** От греч. *epi* – *на, над, сверху* и *thalamus* – *комната*, а в анатомии – *зрительные бугры*. Пептидный экстракт эпифиза, восстанавливающий у старых животных (в экспериментах, у мышей и крыс) чувствительность гипоталамических центров к гомеостатическим сигналам, в частности, чувствительность половых центров к эстрогенам (см. **Элевационный**). Эпиталамин, наряду с мелатонином рассматривается как мощный геропротектор (см. **Геропротекторы**).

**Эпиталамус.** От греч. *epi* – *на, над, сверху* и *thalamus* – *комната* (*зрительные бугры*). Дорзо-медиальный отдел промежуточного мозга.

**Эпитека.** От греч. ері – *на, над* и theka (лат. theca) – *хранилище, вместилеще, кладовая*. Большая створка оболочки (коробочки) диатомовых водорослей. Представляет собой пропитанную кремнезёмом (окременелую) пектиновую оболочку. Меньшая створка коробочки называется *гипотека*.

**Эпителиально-мезенхимальная трансформация (ЭМТ).** От греч. ері – *на, над*, thele – *сосок*. Изменение характера движения клеток в опухолях эпителиального происхождения в процессе их прогрессии. В результате трансформации нарушаются межклеточные контакты (разрушаются пласты) и клетки начинают двигаться поодиночке (приобретают способность к фибробластоподобным движениям). Дальнейшая дедифференцировка клеток приводит к *мезенхимально-амёбoidalной трансформации* (МАТ), когда клетки становятся округлыми и подвижными и, подобно амёбам, могут протискиваться сквозь внеклеточный матрикс. Эти процессы связаны с перестройкой актинового цитоскелета.

**Эпителий.** От греч. ері – *на, над* и thele – *сосок*. Ткань, покрывающая в виде пласта наружные поверхности (покровная ткань) или выстилающая внутренние полости тела многоклеточных животных, а также образующая паренхиматозные и железистые органы (составляющая их основной функциональный элемент). Эпителии отличаются плотными межклеточными контактами и образуют стабильные клеточные популяции, состоящие из клеток, соединённых небольшим количеством цементирующих веществ, не проницаемых для жидкости. Эпителиальные клетки имеют широкий спектр специализации, а с морфологической точки зрения относятся к полярным клеткам; у них различают *апикальную* и *базолатеральную* поверхности. Многие виды эпителиев способны к секреции различных веществ на поверхность клетки или в окружающие их капилляры, а также формируют протоки, или каналы, с помощью которых секреты выводятся из ткани. В процессе эмбриогенеза эпителии образуются раньше других тканей.

**Эпитема.** От англ. epithem < греч. ері – *на, над*, thele – *сосок* и megystos – *делящийся*. Группы бесцветных живых клеток с тонкими стенками, образующих *гидатоды* (см. **Гидатоды**).

**Эпитокия.** От греч. ері – *на, над, сверх* и tokos – *роды* и -ia – *условия*. Резкое изменение строения части тела, содержащей половые продукты. Например, у некоторых многощетинковых тихоокеанских червей из семейства эуницид\* (*Eunicidae*) *эпитокия* приводит к отрыву и всплытию на поверхность океана задней части тела (“хвоста”, или эпитока, длиной ~15 см)\*\*, содержащей сперму или яйца, а сами черви остаются на дне. Ближе к поверхности эпитоки раскрываются, освобождая мириады гамет.

\*На острове Самоа эти черви носят общее название “*палоло*”.

\*\*Местные жители вылавливают эпитоки и используют в пищу как деликатес.

**Эпитоп.** От греч. *epi* – на, над, сверху и *topos* – место. В иммунологии – единичная антигенная детерминанта, против которой возможно образование моноклональных антител (МкАт). Другими словами, *эпитопы* – это участки на поверхности молекулы белка (группы аминокислотных остатков, или антигенные детерминанты, расположенные на поверхности антигена), распознаваемые специфическими антителами. В зависимости от числа эпитопов на поверхности антигена иммунная система синтезирует ряд различных антител. Эпитопы, ассоциированные с молекулами I и II классов МНС, распознаются также Т-клеточными рецепторами. Различают нативную конформацию эпитопов (*эпитопы В-клеточные*), которую распознают антигенраспознающие рецепторы В-клеток и иммуноглобулины, и линейную (первичную) последовательность аминокислотных остатков в эпитопах антигена (*эпитопы Т-клеточные*).

**Эпифиз** (устаревш.). От греч. *epiphysis* – нарост, шишка < *epi* – на, над, сверху и *physis* – природа, образование. 1. Шишковидное тело – непарное, уплощённое, железистое, структурное образование головного мозга, расположенное позади и несколько ниже зрительных бугров – *таламуса*, прикреплённое в области задней спайки и спайки поводков (между верхними холмиками крыши среднего мозга). Представляет собой эндокринный орган – рудимент “третьего глаза” пресмыкающихся, состоящий из нейроглии и железистых клеток. Вырабатывает гормон *мелатонин*, регулирующий смену периодов сна и бодрствования, т. е. образует регулятор, определяющий циркадные биоритмы (см. **Мелатонин, Циркадные ритмы (биоритмы)**). Эпифиз у всех позвоночных, кроме млекопитающих, содержит светочувствительные клетки (*цилиарные фоторецепторы*), которые напрямую соединяются с афферентными нейронами (см. **Цилиарные клетки**). Отсюда возникло название “*третий глаз*”, поскольку активность железы возрастает при снижении освещённости (ночью) и прекращается днём. В процессе эволюции у людей размеры *эпифиза* уменьшились. Синонимы – *пинеальное\** тело, *пинеальная железа, верхний мозговой придаток (conarium* < греч. *konarion* – маленькая шишка, маленький конус). Существует также образное название эпифиза “*седло души*” (см. **Пинеальная железа**). 2. Концевой (суставной) отдел трубчатой кости.

\*От лат. *pinea* – шишка.

**Эпифиллы.** От греч. *epi* – на, над и *phylon* – лист. Растения, поселяющиеся только на листьях других растений, в отличие от эпифитов (см. **Эпифиты**). Среди эпифиллов чаще встречаются водоросли, мхи и реже – цветковые растения.

**Эпифитон.** От греч. *epi* – на, над, сверху и *phyton* – растение. Совокупность организмов, населяющих поверхности погружённых в воду предметов (субстратов).

**Эпифиты.** От греч. *epi* – на, над и *phyton* – растение. Автотрофные (не паразитические) растения, не имеющие связи с почвой (на севере

это мхи и лишайники). Большинство эпифитов – это тропические растения (орхидеи), поселяющиеся на стволах и ветвях других растений и использующие их только в качестве опоры. Поэтому истинные эпифиты не относятся к паразитам; это скорее квартиранты.

**Эпифрагма.** От греч. *epi* – на, над и *phragmos* – перегородка. Тонкая эластичная плёнка, накрывающая урночку – часть коробочки у зелёных мхов, таких как “кукушкин лён” (*Polytrichum commune*).

**Эпихроматин.** От греч. *epi* – над, сверху и *хроматин*. Термин, связанный с представлениями о наличии в хромосомах осевых структур, и обозначающий более гибкий хроматин в составе хромосом, который полностью удаляется после обработки хромосом ультразвуком или 2М хлористым натрием.

**Эпонихий.** От греч. *epi* – на, над, сверху и *онух* (*onychos*) – ноготь (англ. *finger nail*). 1. Зачаток ногтя у плода. 2. Уплотнённые участки эпидермиса, ограничивающие ноготь по бокам и сзади (кожица ногтевая). Содержат, кроме кератина, также белок *элеидин* (см. **Элеидин**). Синоним – *перионихий*.

**Эпоофорон.** От греч. *epi* – на, над, сверху, *ооп* – яйцо и *феро* (*phere*) – несу. Придаток яичника. Синоним – *паравариум* (лат. *paravarium* – буквально, около яичника).

**Эпоэтин-альфа.** Препарат гормона *эритропоэтина*, первоначально предназначавшийся для лечения анемии, возникающей вследствие хронической почечной недостаточности (ХПН). Более поздние версии препарата получили название *прокрит* и *эпрекс*. Широко используется как допинговый препарат, резко увеличивающий кислородную ёмкость крови (приводящий к эритроцитарной полицитемии). Синоним – *эпоген*.

**Эпулис.** От греч. *epi* – на, над, сверху и *ulon* – десна. Опухолевидное разрастание десны. Синоним – *эпулид*.

**Эрадикация.** От лат. *eradiciatio* – искоренение, истребление, полное удаление (с корнем), от лат. *radix* – корень. Излечение, или методика лечения, приводящая к полному удалению из организма патогена. Так, например, при лечении язвенной болезни происходит *эрадикация* спиральной бактерии *Helicobacter pylori*, живущей в желудке человека\*, с помощью двух антибиотиков в комбинации с ингибиторами “протонового насоса”. В то же время, ни один из современных методов лечения СПИДа не приводит к полной *эрадикации* ВИЧ из организма, вследствие их интегрированности в геном CD<sup>+</sup>-клеток.

\*Эту бактерию в 1982 г. “осудили” и сделали виновницей язвенной болезни желудка австралийские учёные-врачи Робин Уоррен (Robin Warren) и Барри Маршалл (Barry Marshall), получившие в 2005 г. Нобелевскую премию по физиологии и медицине. Следует отметить, что в настоящее время роль *Helicobacter pylori* в развитии язвенной болезни пересматривается, поскольку в действительности всё оказалось намного сложнее (см. **Уреаза**).

**Эргастические вещества.** От греч. *ergastikos* – *трудовай, деятельный* < *ergon* – *работа, дело*. Общее название всех включений в протопласт (запасных веществ, а также отработанных веществ (отбросов)).

**Эргастоплазма\***. От греч. *ergastomai* – *я созидаю* (*ergastikos* – *деятельный*) и *plasma* – *нечто вылепленное*. Локальные участки клеток, окрашивающиеся основными красителями\*\* (гематоксилином, толуидиновым синим) и содержащие скопления мембран шероховатого эндоплазматического ретикулума (участки, богатые рибосомами). Эргастоплазма хорошо развита в клетках, секретирующих белки (в поджелудочной железе, слюнных железах). Канальцы эргастоплазмы называются *тигроидом* (см. **Тигроид, Тельца Берга, Эндоплазма**).

\*Термин принадлежит гистологу Альберу Пренану (Prenant, 1897, 1899) из города Нанси (Франция), который совместно с Гарнье (Garnier) описал в железистых клетках физиологически очень активную (высшую) форму цитоплазмы и назвал её “эргастоплазмой”.

\*\*Базофилия этих зон объясняется присутствием рибосом (рибосомальной РНК).

**Эргатоидный.** От англ. *ergate* – *муравей-рабочий* < греч. *ergatis* – *рабочий* и *eidos* – *сходство, вид*. Буквально, похожий на муравья-рабочего. Например, *эргатоидный* самец – бескрылый муравей-самец, похожий на муравья-рабочего, или *эргатоидная* самка.

**Эргаты.** От англ. *ergate* – *муравей-рабочий* < греч. *ergon* – *работа*. Рабочие особи у общественных насекомых, например, рабочие муравьи.

**Эргография.** От греч. *ergon* – *работа* и *grapho* – *пишу*. Запись механограммы ритмического движения мышцы, позволяющая определять количество выполненной мышцей работы. Для записи существуют специальные приборы *эргографы* (эргометры), например, велоэргометры, которые используются в медицине для определения функциональных возможностей организма.

**Эргокальциферол.** От фр. *ergot* – *спорынья, кальций* и *fero* (*phere*) – *несу*. Буквально, переносящий кальций. Витамин D<sub>2</sub> – производное одного из растительных стеролов (эргостерина)\* (см. **Эргостерин**). Биологической активностью не обладает. Через реакцию гидроксирования, катализируемую ферментом 1-альфа-гидроксилазой и происходящую главным образом в печени и почках, превращается в активную форму – 1,25-дигидровитамин D (см. **Холекальциферол**).

\*Был выделен из зёрен злаков, поражённых спорыньей, откуда и получил своё название.

**Эрготамин.** От фр. *ergot* – *спорынья*. Алкалоид спорыньи (см. **Эрготоксин**).

**Эргосомы.** От греч. *ergon* – *работа* и *soma* – *тело*. Условное название агрегатов функционирующих рибосом.

**Эргостерин.** От фр. *ergot* – *спорынья*. Полициклический спирт из группы стероидов. Под действием УФ-света эргостерин способен

превращаться в витамин D<sub>2</sub>. Эргостерин содержится в клеточных мембранах грибов (дрожжах, спорынье), в растениях. Эффективное средство против грибковых патогенов *амфотерицин В* связывает эргостерин и нарушает функцию клеточной мембраны у грибов (см. **Амфотерицин (амфотерицин В)**). С эргостерином также связывается препарат *нистатин*, разрушающий мембраны грибов (см. **Нистатин**), а вот многочисленные соединения азолов (например, флуконазол и кетоконазол) ингибируют синтез эргостерина. Эти препараты обладают выраженной токсичностью и поэтому используются как наружные средства.

**Эрготизм.** От фр. *ergot* – *спорынья*. Смертельное отравление пищевыми продуктами, приготовленными из поражённого грибом спорыньей (головнёй) зерна. Склероции (“рожки”) спорыньи (*Claviceps purpurea*) содержат пёструю смесь сильнодействующих алкалоидов (производных лизергиновой кислоты), а также *клавинные алкалоиды* – агроклавин, элимоклавин и др., поражающие нервную систему. Заболевание известно ещё со времён существования ассирийцев. Оно также было широко распространено в Европе в средние века, и унесло многие тысячи жизней. Может протекать в конвульсивной\* или гангренозной\*\* формах. Синоним – *клатицепсотоксикоз* (см. **Пиреномицеты**).

\*В народе её называли “злыми корчами”, поскольку заболевание проявляется судорогами и галлюцинациями. В то же время в средние века повивальные бабки использовали *эргот* как средство, ускоряющее роды.

\*\*Форма болезни называлась “антонов огонь”, по имени ордена Святого Антония, члены которого заботились о больных людях.

**Эрготоксин.** От фр. *ergot* – *спорынья* и греч. *toxin* – *яд*. Галлюциногенный токсин спорыньи – группа алкалоидов спорыньи (см. **Эрготизм**). Спорынья – паразитический гриб из класса сумчатых грибов, обитающий на злаках (чаще ржи). Вместо зёрен на поражённых колосьях образуются *склероции* (плотные скопления гиф гриба, от греч. *scleros* – *твёрдый*, называемые в просторечии “чёрные рожки”), которые содержат *эрготамин* и другие токсичные алкалоиды (эрготинин, эргоновин), представляющие собой производные лизергиновой кислоты, использующиеся в медицине. Одно из производных лизергиновой кислоты – ЛСД-25\* (является мощнейшим наркотиком-галлюциногеном).

\*Под этим шифром оно было зарегистрировано в лаборатории швейцарских химиков, занимавшихся изучением зерен спорыньи.

**Эректоры.** От лат. *erectio* – *выпрямление*. Мышцы, выпрямляющие какую-либо часть тела.

**Эремофиты.** От лат. *eremus* < греч. *eremos* – *пустыня* и *phyton* – *растение*. Растения пустынных сообществ.

**Эремы.** От лат. *eremus* < греч. *eremos* (*erema*) – *пустыня* (*eremita* – *отшельник*). Односеменные части сухого синкарпного плода (см. **Ценобий**).

**Эрикоидный.** От названия растения Эрика (лат. *Erica*) семейства *вересковых* и греч. *eidos* – *сходство*. Вересковидный. Низкорослые жёстколистные кустарнички, карликовые ивы и ёрники (карликовые берёзки), произрастающие в тундровых экосистемах.

**Эритема.** От греч. *erythema* – *краснота*. Покраснение кожи в результате физических (термический, лучевой ожог) или химических воздействий. Например, *эритема* лица при обветривании на морозе (англ. *windburn* – *обветренность*). Синоним – лат. *purpura*.

**Эретизм.** От греч. *erethisma* – *повышенная нервная возбудимость и раздражительность*.

**Эриохоры.** От греч. *erio* – *шерсть (ткань)* и *choros* – *место*. Растения, семена которых распространяются с шерстью животных.

**Эритин.** Гликозид желтушника\* раскидистого, или серого (*Erysimum diffusum*), издавна используемого как лекарственное растение.

\*Род одно-, дву- или многолетних трав семейства крестоцветных.

**Эритробластоз новорождённых.** От греч. *erythros* – *красный*, *blast* – *росток* и *-osis* – *состояние*. Тяжёлая гемолитическая анемия человека, связанная с резус-несовместимостью (*Rh*-несовместимостью, резус конфликтом) между матерью и плодом, возникающей в том случае, когда у резус-отрицательной матери развивается резус-положительный плод. При этом материнские антитела против *Rh*-фактора проникают в кровь плода и разрушают его эритроциты. В результате в периферической крови плода (новорождённого) из-за напряжённого эритропоэза накапливаются незрелые *эритробласты*, неспособные к полноценному функционированию, откуда это заболевание и получило своё название. Заболевание проявляется особенно сильно при повторной резус-положительной беременности\*. Синоним – *эмбриональный эритробластоз*.

\*Особенно много эритроцитов плода попадает в кровь матери во время родов.

**Эритродермия.** От греч. *erythros* – *красный*, *derma* – *кожа* и *-ia* – *условия*. Воспаление с покраснением и отёчностью кожных покровов. Сопровождает дерматозы, экземы и локально псориаз.

**Эритроклазия.** От греч. *erythros* – *красный*, *klastos* – *сломанный, разломанный на куски* и *-ia* – *условия*. Процесс разрушения эритроцитов за счёт эритрофагоцитоза. В норме происходит, главным образом, в ретикулярных клетках костного мозга и в меньшей степени в селезёнке, а также ещё в меньшей степени – в купферовских клетках печени. При патологии, например, при гемолитической анемии, эритрофагоцитоз интенсивно протекает в селезёнке и в купферовских клетках печени.

**Эритролейкемия.** От греч. *erythros* – *красный*, *leukos* – *белый, бесцветный*, *haima* – *кровь* и *-ia* – *условия*. Онкологическое заболевание крови, затрагивающее одновременно *эритропоэз* и *миелопоэз*, и обусловленное безудержной пролиферацией эритробластов и миелобластов, сопровождающейся активной миграцией незрелых клеток

из костного мозга. Синонимы – *эритролейкоз, эритробластоматоз, миелоз эритремический, эритремия острая, болезнь Ди Гульельмо.*

**Эритромелалгия.** От греч. erythros – *красный*, meleia (melos) – *нога, конечность*, algos – *боль* и -ia – *условия*. Буквально, *боль красной конечности*. Редко встречающееся заболевание, которое характеризуется чрезвычайной чувствительностью кожи конечностей к небольшой температуре и лёгкому на неё давлению (*аллодинией*), сопровождающейся жгучей болью. Механизм заболевания связан с повышенной активностью (в результате мутации) мембранных каналов TRPV1 в болевых окончаниях, открывающихся при воздействии внешнего стимула (в основном тепла) и пропускающих положительно заряженные ионы (большой частью Na<sup>+</sup>), что, в свою очередь, через увеличение разности потенциалов на мембране приводит к открытию потенциалзависимых натриевых каналов\* и резкому усилению передачи болевых ощущений в спинной мозг.

\*У млекопитающих и человека описаны девять типов потенциалзависимых натриевых каналов, каждый из которых открывается при своей разности потенциалов на плазматической мембране.

**Эритромицин.** От греч. erythros – *красный* и mykes – *гриб*. Антибиотик – ингибитор биосинтеза белка, продуцируемый стрептомицетами. Нарушает нормальную функцию большой (50S) субъединицы бактериальных и эукариотических митохондриальных рибосом (подавляет процесс терминации).

**Эритрон.** От греч. erythros – *красный* и on (om) – *совокупность*. Совокупность всех эритроцитов организма.

**Эритропоэз.** От греч. erythros – *красный* и poiesis – *творчество* < poieo – *делаю*. Непрерывно протекающий процесс образования эритроцитов, восполняющий их естественную убыль. В процессе эмбриогенеза эритропоэз первоначально совершается в желточном мешке и амнионе (во внезародышевых частях), а затем источником эритроцитов у поздних зародышей и новорождённых животных становится печень. У взрослых животных источник эритроцитов – красный костный мозг\*. В нём плюрипотентные стволовые клетки превращаются в коммитированные стволовые клетки *гематоцитобласты*, которые после серии делений превращаются в *проэритробласты*, а затем в *базофильные эритробласты*, *полихроматофильные эритробласты*, *ортохроматические эритробласты*, *пронормоциты*, *нормоциты*, *ретикулоциты* и, наконец, в *зрелые эритроциты*. У человека весь процесс эритропоэза занимает около 72 ч и за 24 ч образуется  $2 \times 10^{11}$  эритроцитов, каждый из которых живёт около 120 суток. Гемоглобин же синтезируется в течение последних 24 ч, главным образом, в ретикулоцитах. Мощным стимулятором эритропоэза служит снижение парциального давления O<sub>2</sub>, а регулятором пролиферации и дифференцировки эритроидных клеток является гормон *эритропоэтин*.

\*В костях скелета человека содержится 1200–1500 мл. кроветворного костного мозга.

**Эритропоэтин (ЕРО).** От греч. erythros – *красный*, poiesis – *творчество* < poieo – *делаю* и protein – *белок*. Гликопротеидный фактор роста (гормоноподобный фактор с М.м. 34 kDa), вырабатываемый в почках и селезёнке (а также эмбриональной печени), и стимулирующий образование костным мозгом эритроцитов (стимулирует пролиферацию и обеспечивает дифференцировку клеток-предшественников эритроцитов, а также увеличивает срок жизни циркулирующих эритроцитов)\*. Секреция эритропоэтина стимулируется гипоксией. Нарушение функции почек ведёт к снижению продукции эритропоэтина и способствует возникновению анемии. Рецепторы к одной из форм эритропоэтина обнаружены на нейронах головного мозга (эритропоэтин продуцируют клетки глии), клетках сетчатки глаза и волосковых клетках ушной улитки\*\*.

\*Поэтому эритропоэтин (генно-инженерный) применяется для лечения анемии, связанной с хронической почечной недостаточностью (ХПН). Относится к запрещённым для употребления спортсменами допинговым препаратам (см. **Эпоэтин-альфа**). Однако, встречаются люди, у которых наблюдается врождённая семейная *полицитемия*, обусловленная повышенным уровнем эритропоэтина в крови, или более высокой чувствительностью рецептора эритропоэтина (EPOR) к гормону. Этот случай, например, относится к легендарному финскому лыжнику Ээро Антеро Мянтьюранта, который в 60-е годы прошлого века 7 раз становился олимпийским чемпионом. У Мянтьюранта, как и членов его семьи, в гене, кодирующем эритропоэтиновый рецептор, произошла транзигия G→A в 6002 позиции гена, в результате чего клетки эритроидного роста костного мозга стали более чувствительными к эритропоэтину (см. **Полицитемия**). В синтезе эритропоэтина принимает участие рибофлавин (витамин B<sub>2</sub>).

\*\*Эритропоэтин защищает эти клетки от гипоксии, а волосковые клетки также и от повреждающего воздействия гентамицина. Следует подчеркнуть, что механизм адаптации к гипоксии сходен у всех многоклеточных организмов от трихоплакса (*Trichoplax*) до человека.

**Эритроцитоз.** От греч. erythros – *красный* и kytos – *клетка*. Физиологическое или патологическое увеличение числа эритроцитов в единице объёма крови.

**Эритроциты.** От греч. erythros – *красный* и kytos – *клетка*. Безъядерные клетки крови человека и животных, в норме имеющие форму двояковогнутых дисков\* – переносчики газов O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub>. Средний размер эритроцитов человека в диаметре составляет 7,5 мкм, при высоте (толщине) у края – 2 мкм. Содержат дыхательный пигмент гемоглобин, окрашивающий их в красный цвет. Эритроциты образуются в красном кроветворном мозгу в процессе *эритропоэза*. На этапе формирования *эритробласта* ядро клетки выталкивается (крайняя форма *диминуции* – тотальная энуклеация) и в последующем пожирается макрофагом. Есть

и альтернативный вариант – *кариорексис* (разрыв или деструкция ядра) с образованием *телец Жолли*, которые затем лизируются внутри клетки. Так образуются безъядерные *ретикулоциты*, теряющие в дальнейшем митохондрии и рибосомы. У птиц сохраняются ядродержащие эритроциты\*\*. Общее содержание эритроцитов во всей крови у человека около 25 триллионов (3,9–5,5 млн./мкл)\*\*\*, а продолжительность жизни составляет ~120 суток, после чего эритроциты, утратившие в результате естественного процесса старения гибкость, выбраковываются и бесследно исчезают в недрах ретикуло-эндотелиальной системы селезёнки, печени и костного мозга. При этом у человека каждую секунду умирает и образуется вновь около 2,5 млн. эритроцитов.

\*Поддержание двояковогнутой формы эритроцитов осуществляется при участии белков *спектринов*, формирующих подмембранный скелетный подслой (кортикальный слой цитоплазмы), которые, в свою очередь, соединены через примембранный белок *анкирин* с интегральным белком *полосы III*, пересекающим эритроцитарную мембрану 12 раз. Гемоглобин в эритроците находится в жидкокристаллическом состоянии, а его упаковка в кристалле, в конечном счёте, и определяет форму клеток, способных слипаться в агрегаты, имеющие структуру типа “монетных столбиков”. У быков эритроциты имеют сферическую форму и не образуют “монетные столбики”.

\*\*У рыб зрелые эритроциты также содержат ядро.

\*\*\*Эритроциты человека могут покрыть в один слой футбольное поле!

**Эрозия.** От лат. *erosio* – *разъедание*. Разрушение поверхностного слоя ткани. При эрозии шейки матки происходит разрастание ткани в слизистой оболочке шейки матки, провоцирующее возникновение опухоли (карциномы шейки матки). Заболеванию способствуют аборты (тем более, повторные) и частая смена половых партнёров, приводящая к инфицированию и длительной персистенции инфекции.

**Эруптивный.** От лат. *e-ruptum* (*e-rumpo*) – *прорываться наружу, вырываться*. Например, *эруптивные виды насекомых*, способные взрывоподобно увеличивать свою численность; к ним относится, в частности, сибирский шелкопряд (из семейства коконопрядов).

**Эруциформный.** От лат. *eruca* – *капустная гусеница* и *forma* – *внешнее очертание, наружный вид*. Сходный по внешнему виду с гусеницей. Синоним – *эрукоидный*.

**Эскулап.** В современном языке *Эскулап* – ироничное, шутовское название врача. *Эскулап* – римское имя древнегреческого легендарного врачевателя Асклепия. Согласно древнегреческим мифам, Асклепия вырастил, воспитал и обучил искусству врачевания кентавр Хирон. Асклепий был настолько талантлив, что превзошёл своего учителя и мог не только лечить людей, но и возвращать к жизни умерших. Это его умение вызвало гнев Аида – властелина царства мёртвых, а заодно с ним и олимпийского владыки Зевса, который и убил Асклепия молнией.

После смерти Асклепия благодарные люди стали воспринимать его как бога врачевания, покровителя медицины, воздвигнув в его честь множество святилищ.

С культом Асклепия были также связаны состязания странствующих певцов-поэтов – рапсодов (от *rhapto* – *сшиваю* и *ode* – *песнь*), исполнявших под аккомпанемент лиры эпические песни.

С *Эскулапом* связано происхождение и древней медицинской эмблемы – чаши с лекарством, которую обвивает змей. Суть её возникновения объясняется древнегреческой легендой. Древние греки считали, что змеи знают целебную силу многих растений. Чтобы овладеть этими знаниями, человек-врачеватель должен был уметь сам превращаться в змею. Согласно мифу, Асклепий мог легко проделывать эту метаморфозу и поэтому владел многими секретами траволечения. Этот мифический сюжет и был закреплён в медицинской эмблеме: мудрая змея как бы контролирует, изучает содержимое чаши, чтобы соблюсти главный врачебный принцип: “Не навреди!” Следует отметить, что древние греки, поклонявшиеся змеям, неизменно изображали Афину, Асклепия и Гигиену (от имени этой богини возник термин *гигиена*) вместе со змеями. Отсюда считается, что Асклепий лечил больных людей малыми дозами змеиного яда. Также почти повсеместно распространено заблуждение, что медицинская эмблема изображает змею, отдающую свой яд для приготовления лекарства. Это совершенно неправильно, поскольку на эмблеме изображался неядовитый *эскулапов полоз* (такое название носит эта змея в систематике), который относится к змеям-яйцеедам.

Существует также легенда, согласно которой *Эскулап* превратился в змея, чтобы спасти Рим от эпидемии.

**Эссенциальные жирные кислоты.** От лат. *essentia* – *сущность* (основа). Полиненасыщенные жирные кислоты, синтезировать которые организм не способен, поэтому они относятся к *незаменимым соединениям*. К ним относятся  $\alpha$ -линоленовая ( $\omega 3$ ), линолевая ( $\omega 6$ ), и арахидоновая. Последняя синтезируется, главным образом, из линолевой кислоты и не является незаменимой, если в пище присутствует линолевая кислота. Эссенциальные жирные кислоты служат предшественниками локально действующих гормоноподобных соединений – *лейкотриенов*, *простагландинов* и *тромбоксанов*. Синоним – *незаменимые жирные кислоты*.

**Эссенциальный.** От лат. *essentia* – *сущность* (основа) < *esse* – *быть*. В биохимии, *незаменимый*, то, что организм не может самостоятельно синтезировать, например, эссенциальные аминокислоты, эссенциальные жирные кислоты.

**Эстеразы.** От греч. *aither* – *эфир* и суффикса “аза”, указывающего на то, что это фермент. Ферменты, обеспечивающие процессы *эстерификации*, т. е. образования эфирных связей, например, при липогенезе – синтезе жиров (триацилглицеролов) из глицерина и жирных кислот, протекающем в жировой ткани. К ним, в частности,

относится эстераза С – ацетилэстераза животных тканей. Блокатором эстераз является лекарственный препарат физостигмин.

**Эстеты.** От греч. aesthetes (estesis) – *чувствующий*. Своеобразные органы чувств у хитонов, находящиеся в пронизывающих раковину каналах. Считается, что *эстеты* являются барорецепторами, отвечающими за восприятие давления воды. При этом часть эстетов у хитонов преобразованы в “глазки”, воспринимающие свет.

**Эстивация.** От лат. aestivus (aestivum) – *летний* (aestivalis – *использующийся летом*) (англ. estival – *встречающийся летом*). Летняя спячка у пустынных животных. Например, способ переживания земляными червями засушливого летнего периода, когда сильно высыхает почва. В это время они образуют почти шаровидные защитные “капсулы” и могут потерять больше половины своей воды. С наступлением дождей возвращаются к активному состоянию.

**Эстоциты (esthocytes).** От греч. aesthesis (esthesia) – *восприятие, ощущение, чувство* и kytos – *клетка*. Чувствительные клетки у беспозвоночных.

**Эстрадиол.** От греч. oestrus – *течка* (oistros – *страсть, ярость*) и diol – то же, что и *гликоль*. Стероидный гормон – главный *эстроген*, действующий избирательно и регулирующий менструальный цикл у половозрелых женщин (накапливается в матке\* и во влагалище). Эстрадиол стимулирует циклическую пролиферацию клеток слизистой оболочки матки. В период полового созревания отвечает за развитие вторичных половых признаков у женщин\*\*. Синтезируется в яичниках, а в период беременности и в плаценте.

\*Показано, что в каждой клетке матки содержится не менее 2500 рецепторов эстрадиола.

\*\*Развитие молочных желёз, характер жировых отложений, особенности голоса и роста волос на голове и теле, а также психофизиологические особенности.

**Эстрогены.** От греч. oestrus – *течка* и genan – *порождать*. Женские половые гормоны, образуются путём метилирования\* тестостерона с превращением его в эстрол. Синтезируются клетками внутренней оболочки (*theca interna*) фолликулов в яичниках. В научной литературе подчёркивается наличие защитных свойств у эстрогенов против развития сердечно-сосудистых заболеваний и различных стрессов. В первую очередь они связаны с релаксирующим действием эстрогенов на сосуды. Поэтому женщины в детородном возрасте более устойчивы по сравнению с мужчинами к развитию многих заболеваний, особенно тех, которые называют “болезнями цивилизации”. Установлено также, что в лёгких половые гормоны распадаются на производные соединения, такие как 4-гидрокси-эстрогены (4-OHEs), обладающие канцерогенными свойствами, в результате чего они могут способствовать развитию рака лёгких, особенно в присутствии табачного дыма\*\*.

Эстрогены снимают нежелательные симптомы, возникающие вследствие наступления менопаузы у женщин; они входят также в состав гормональных контрацептивов.

\*Метилирование (присоединение радикала  $\text{CH}_3$ –) выступает в роли феминизатора маскулинного гормона тестостерона. В соответствии с гипотезой *дихронной эволюции* В. А. Геодакяна (см. **Дихронизм**), эстрогены, расширяя *норму реакции* женского организма, удаляют его от внешней среды и, тем самым, замедляют эволюцию (см. **Андрогены**).

\*\*На мышцах установлено, что уровень 4-ОНЕs в присутствии табачного дыма повышается в 4 раза. 4-ОНЕs активируют пролиферацию клеток и одновременно способствуют образованию свободных радикалов, повреждающих клетки. Наконец, следует добавить, что упаковочные материалы, из которых изготавливают пластиковые бутылки и которыми покрывают изнутри железные консервные банки содержат бисфенил А, имитирующий действие эстрогенов и, тем самым, пагубно влияющий на мужской организм, особенно в период полового развития мальчиков.

**Эструс.** От греч. *oistros* – *страсть, ярость* (течка). 1. Термин, обозначающий *течку* у самок млекопитающих и готовность к спариванию. 2. Особое психофизиологическое состояние готовности женщины к зачатию. Соответствует фолликулярной фазе полового цикла, т. е. совпадает по времени с созреванием фолликулов в яичниках.

**Эталии.** От греч. *aithalos* – *сажа, копоть*. Форма плодовых тел у некоторых видов слизевиков. Представляет собой объединение отдельных спорангиев в более крупные образования, покрытые общей оболочкой, внутри которой содержатся споры и нити *капиллиция* (см. **Капиллиций**).

**Этапы развития.** Последовательные стадии цикла развития организма на примере амфибий: оплодотворение → зигота → дробление → морула → бластула (бластуляция) → гастрюла (гастрюляция) → нейрула (нейруляция) → образование осевых структур → органогенез → формирование системы взаимодействия между органами → рост (формирование взрослого организма) → созревание половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов) → оплодотворение (размножение).

**Этиолированные растения.** От фр. *etioler* – *делать хилым*. Растения, выросшие в темноте. При прорастании семян, пока побеги (проростки) находятся под землёй, они остаются *этиолированными*. Синоним – растения, подвергшиеся *этиолированию* (*этиоляции*).

**Этиопласты.** От фр. *etioler* – *делать хилым* и *plastos* – *оформленный*. Пластиды, сформированные в темноте, не имеющие тилакоидов и содержащие в мембранных пузырьках (результат деградации тилакоидов) *протохлорофилл*. На свету этиопласт становится хлоропластом (вспомните, например, позеленение проростков картофеля).

**Этногеномика.** От греч. *ethnos* – *народ* и геномика. Генетика этнических групп.

**Этиология.** От греч. *aitia* – *причина* и *logos* – *учение* (первоначально, *слово*). Наука о причинах и условиях возникновения болезней, а также причина возникновения болезни. Синонимы: *каузальность*, *каузальный генез*, где лат. *causa* – *причина*.

**Этоз.** От англ. *etosis*, где *et* – аббревиатура от “*extracellular trap*” – *внеклеточная ловушка, капкан* и *-osis* – *состояние*. Особый вид клеточной смерти, отличающийся от апоптоза и некроза, и характерный для некоторых клеток врождённого иммунитета, которые выбрасывают своеобразную ловчую сеть, сформированную из генетического материала для борьбы с чужеродными агентами.

**Этология\*.** От греч. *ethos* – *привычка* и *logos* – *учение (слово)*. Наука о врождённом поведении животных (поведении в естественных условиях). В этологии выделяют такие новые направления, как *социобиология*, *эволюционная психология* и *этология человека*, которая включает в себя общественное, индивидуальное, половое поведение и т. д. Этологию можно рассматривать как один из важнейших подходов (наравне с морфологическим, биохимическим и генетическим) для систематики и классификации организмов, где поведение и психика рассматриваются как непрерывная цепочка эволюционных приобретений в ряду от животных до человека. Такой подход также помогает выяснению соотношения биологического и социального в поведении человека.

\*Родоначальниками этологии являются австрийский зоолог и врач по образованию Конрад Лоренц (1903–1983) и нидерландский зоолог и зоопсихолог Николас Тинберген (обоим в 1973 г. была присуждена Нобелевская премия по физиологии и медицине совместно с немецким физиологом Карлом Фришем).

**Этомерный.** От англ. *ethomeros* < греч. *ethimos* (*ethoima*) – *готовый, конечный* и *meros* – *часть*.. 1. Состоящий из нормального числа частей (сегментов, отделов). 2. Обладающий нормальным числом хромосом.

**Этофионы.** От греч. *ethos* – *обычай, привычка* и *phuo* – *творить*. Вещества (*гомтелергоны*), вызывающие характерное поведение и проявление определённых инстинктов у животных. Синоним – *релизеры поведения*.

**Эуболизм.** От греч. приставки *eu* – *хороший* (истинный, настоящий) и *meta(bole)* – *перемена*. Нормальный характер течения метаболизма (нормальный обмен веществ).

**Эукариоты.** От греч. приставки *eu* – *хороший* (истинный, настоящий) и *karyon\** – *ядро*. Одна из двух важнейших групп организмов (домен), обитающих на Земле\*\*, в клетках которых присутствует морфологически выраженное настоящее ядро, а также набор обязательных мембранных внутриклеточных структур – *органонидов* (органелл), выполняющих специфические клеточные функции. В плазматических

мембранах эукариотов преобладают незаряженные (цвиттерионные) липиды, есть стеролы (холестерин) и нет особого липида, характерного для бактерий, который получил обозначение *липид-2* (см. **Бактерии, Липид-2**). Считается, что первая эукариотическая клетка появилась примерно 1–1,2 млрд. лет назад (скорее всего, раньше!), в результате случайного события – “архейная клетка” заглотила бактерию и не “переварила” её. “Жертва” осталась внутри хищницы и прижилась, дав начало симбиотическим органеллам – митохондриям. (Каким-то непостижимым образом это событие повторилось и для пластид в растительных клетках.) К эукариотам относятся все животные, растения, грибы и простейшие. Условно выделяют подгруппу низших эукариотов, к которым относятся дрожжи. По-видимому, митохондрии и пластиды эукариот произошли от бактерий (протобактерий). Поэтому эукариотические клетки следует рассматривать как химерные образования\*\*, многие гены которых имеют прокариотическое происхождение. По современным представлениям все эукариоты составляют единый эволюционный домен *Eukaria*, включающий четыре царства – протисты, грибы, включая дрожжевые и плесневые, растения и животные, идентичные по молекулярной и клеточной организации. Клетки грибов и растений имеют обложку, хитиновую у первых и целлюлозную у вторых (см. **Прокариоты, Прогенот**).

\*В Древней Греции *кариями* (лат. биол. *Carya*) назывались ореховые рощи, а также девушки, гуляющие в этих рощах и распеваящие песни. Колонны в виде женских скульптур, поддерживающие свод здания, называются *кариатидами*. Винная пальма, иначе называемая “тодди-пальма” или “жгучая пальма” имеет латинское название *кариота* (*Caryota urens*) – одна из самых быстрорастущих и самая короткоживущая пальма (*монокарпное* растение, погибающее после единственного цветения и плодоношения).

\*\*Правильнее сказать, что все сколько-нибудь сложные организмы относятся к эукариотам.

\*\*\*Считается, что идея симбиотического происхождения эукариотов за счёт слияния (гибридизации) в единое целое двух различных древних микроорганизмов, в результате чего возникла новая более прогрессивная форма жизни, принадлежит американскому цитологу и эволюционному биологу Линн Маргулис (Lynn Margulis, р. 1938).

**Эумеланосомы.** От греч. *eu* – *хороший* (истинный, настоящий), *melanos* (*melas*) – *чёрный* и *soma* – *тело*. Тип меланосом – внутриклеточных хранилищ пигментов в клетках меланоцитах, которые производят и накапливают меланин – тёмно-коричневый (чёрный) пигмент. Эумеланосомы имеют продолговатую форму (см. **Меланин, Феомеланосомы**).

**Эуметазои.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий*, лат. *meta* – *вне*, *za* и греч. *zoe* – *жизнь*. Настоящие многоклеточные животные.

**Эупиренный.** От греч. *eu* – *хороший* (истинный, настоящий) и *pyrene* – *косточка*. Имеющий нормальный гаплоидный набор хромосом (термин относится к сперматозоидам).

**Эупланктон.** От греч. *eu* – *хороший* (истинный, настоящий) и *plankton* – *блуждающий*. Настоящий планктон. Синоним – *планктон* (см. **Планктон**).

**Эуплоидия (эуплоидный набор).** От греч. *eu* – *хороший, настоящий*, *ploos* – *кратность*, *eidos* – *сходство* и *-ia* – *условия*. Нормальный набор хромосом в кариотипе (у человека 44 аутосомы и две половые хромосомы).

**Эуплоиды.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий*, *ploos* – *кратность* и *eidos* – *сходство, вид*. Организмы с нормальным или кратно изменённым числом (набором) хромосом. К эуплоидам относятся *гаплоиды*, *диплоиды* и *полиплоиды*.

**Эусоциальность.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий* и лат. *socialis* – *общественный*. Термин, предложенный энтомологами для обозначения наивысшей ступени развития общественного устройства у насекомых (ос, пчёл, термитов и муравьёв). Эта ступень предполагает существование ряда отличительных признаков, из которых главный – наличие касты стерильных “особей-рабочих”, поддерживающих долговременное существование плодовой самки-царицы (у пчёл – матки), а также выкармливающих её потомство. Кроме того, у социальных насекомых существует иерархическая структуризация (функциональная и морфологическая) и среди рабочих особей, например, у муравьёв, есть разведчики, фуражиры, солдаты. Расшифровка геномов двух видов муравьёв: прыгающего муравья-танцора (*Harpegnatos saltator*), живущего в Индии, и муравья-древоточца (*Camponotus floridanus*), обитающего на территории штата Флорида, показала, что члены колонии, занимающие разное социальное положение и обладающие одинаковым геномом, существенно отличаются друг от друга по характеру экспрессии определённых групп генов, зависящему от эпигенетических механизмов регуляции.

**Эутелия.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий*, *thele* – *сосок* (эпителий) и *-ia* – *условия*. Постоянство числа клеток в органе. Эутеличными могут быть и отдельные организмы, например, гермафродитная форма элегантной нематоды (*Caenorhabditis elegans*) состоит из 959 клеток.

**Эутерии.** От греч. *eu* – *хороший, истинный, настоящий* и *thēria* < *thērion* – *зверь*. Высшие животные – плацентарные млекопитающие (истинные звери). Существуют уже около 160–180 млн. лет\* (с раннего Юрского периода) (см. **Сумчатость**, **Терии**). Подтверждением этому служит крошечное (вроде землеройки) ископаемое плацентарное животное, обнаруженное в 2011 г. в Китае, и названное *юрамайя* (*Juramaia sinensis*)\*\* . Считается, что это самый ранний предок плацентарных млекопитающих из всех известных науке – первое млекопитающее, рожавшее живое потомство.

\*Раньше считали, что плацентарные млекопитающие впервые появились 125 млн. назад, отделившись от ветви, приведшей к появлению современных сумчатых животных.

\*\*Буквально, “юрская мать из Китая”.

**Эутерофиты.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий*, лат. *terra* – *земля* и греч. *phyton* – *растение* Однолетние растения (см. **Яровые растения**).

**Эутиреоидное состояние.** От греч. *eu* – *хороший, здоровый* и *thyroidea* – *щитовидная железа*. Здоровое состояние щитовидной железы (*Glandula thyroidea*).

**Эуфемеры.** От греч. *eu* – *хороший* (истинный, настоящий) и *ephemerous* – *однодневный*. Растения, цветки которых открываются и окончательно закрываются в течение одних суток.

**Эуфотическая зона.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий* и *photos* – *свет*. Зона в морской среде, в которой солнечная освещённость достаточна для фотосинтеза (простирается от поверхности воды в среднем до 50 м глубины).

**Эухроматин.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий* и *хроматин*. Деконденсированный хроматин интерфазного ядра, имеющий диффузную структуру. Собственно хроматин ядра, который может менять степень своей компактности в зависимости от функциональной активности. Эухроматические участки могут временно переходить в неактивное состояние и тогда они называются *факультативным гетерохроматином* (см. **Тельце Барра**).

**Эуценные виды.** От греч. *eu* – *хороший, настоящий* и *kainos* – *новый* (ценоз). Виды, свойственные исключительно одному биоценозу, или представленные в нём обильнее, чем в других биоценозах.

**Эфасы.** От греч. *ephasis* – *соприкосновение, узел и синапсы*. Особые пункты передачи сигналов между нервными клетками – *щелевые контакты*, существующие между соседними нейронами. В отличие от синапсов представляют собой непрерывные электрические соединения между нейронами. Они характерны для нейронов, которые прилегают друг к другу без классических синаптических соединений (см. **Синапсы**).

**Эфедрин.** От названия растений порядка *Ephedrales* – эфедровые (*ephedra*). Лекарственный алкалоид, получаемый из некоторых видов эфедры, которую часто называют *хвойником* (китайский кустарник *ма хуанг*)\*. В настоящее время для синтеза эфедрина используют бензальдегид, преобразуя последний с помощью дрожжей в фенилгидроксипропанон, из которого и получают этот алкалоид. Эфедрин способен связывать оксидазу, инактивирующую адреналин, что резко удлиняет и усиливает действие последнего.

\*О лечебных свойствах кустарника китайцы знали с глубокой древности.

**Эфелиды.** От лат. *ephelides* – *веснушки*. Небольшие пигментные пятна светло- и тёмно-жёлтого цвета, расположенные преимущественно на лице, руках и реже на туловище. Обусловлены неравномерным

распределением клеток *меланоцитов*, усиливающих под воздействием весеннего ультрафиолета синтез пигмента *меланина*.

**Эфемероиды.** От греч. *ephemerus* – *однодневный* и *eidos* – *сходство*. Многолетние клубневые, корневищные или луковичные растения, имеющие короткий период вегетации. Обладают сходной с эфемерами биологией развития, откуда и получили своё название (см. **Эфемеры**). Например, к эфемероидам относят безвременники (*Colchicum*), крокусы (*Crocus*), тюльпаны (*Tulipa*).

**Эфемеры.** От греч. *ephemerus* – *однодневный* (организм). 1. Однолетние растения с коротким периодом вегетации, такие как, например, фиалка полевая. Другими словами, растения, адаптированные к ограниченному водному режиму и использующие для вегетации короткий период весны и начала лета. Обычно это обитатели засушливых районов, жизненный цикл которых завершается за 3–6 недель. За кратковременность существования эти растения и получили своё название. Примерами эфемеров могут быть *веснянка* (*Erophila verna*\*) и некоторые вероники (*Veronica verna*\*, *Veronica praecox*\*\*). 2. Насекомые, половозрелые формы которых погибают через несколько часов или дней после окрыления, поскольку не питаются, как это происходит, например у подёнок (*Ephemera*). Биологическая роль половозрелой фазы у этих насекомых сводится только к спариванию и откладке яиц, при этом кишечник редуцируется и превращается в своеобразный аэростатический аппарат (кишечный эпителий истончается, а полость кишечника заполняется воздухом), редуцируются также мускулы челюстей, а ротовые придатки резорбируются.

\*От лат. *verno* – *становиться весенним, оживать с весной*.

\*\*От лат. *praecox* – *скороспелый, ранний*.

**Эфемерофиты.** От греч. *ephemerus* – *однодневный* и *phyton* – *растение*. Растения пустынных районов, появляющиеся только после случайных дождей.

**Эфиппий.** От лат. *ephippium* – *чепрак, попона*. 1. В анатомии, *турецкое седло* (углубление в основании черепа, которое занимает гипофиз). 2. У ветвистоусых рачков (например, у “водяных блох” – дафний) – *сёдлышко* – представляет собой специальную хитиновую выводковую камеру с утолщёнными защитными стенками, в которой собираются покоящиеся, или *эфиппиальные* яйца после их оплодотворения. В эфиппии развитие яиц протекает до стадии гаструлы, а затем останавливается (своеобразная стадия анабиоза). При откладке эфиппия самки некоторых видов (например, *Daphnia pulex*) погибают. Эфиппии дафний могут разноситься ветром, распространяться на ланах млекопитающих, лапах и перьях птиц, проходят также через кишечник птиц и рыб без повреждения.

**Эфиры.** От лат. *ef-fero* – *выносить, уносить*. Формы в развитии гидромедуз (сцифомедуз, например, *Aurelia*), отпочковывающиеся от бесполого полипа (процесс *стробилиации* гидромедуз),

и превращающиеся в половое поколение медуз. Эфиры отличаются не полным формированием системы каналов, недостаточным развитием щупалец, а по свободному краю зонтика имеют восемь вырезов, делающих эфиру похожей на пропеллер (см. **Стробиляция, Сцифоидные полипы, Сцифостома**).

**Эфриновые тирозинкиназы.** От лат. ef-frenatus (ef-freno) – *разнуздывать, давать волю*. Рецепторные тирозинкиназы, становящиеся в ряде случаев очень активными и усложняющие течение онкологических заболеваний. Могут быть мишенями для новых терапевтических средств.

**Эффект\* бутылочного горлышка.** Потеря редких аллелей генов из-за гибели их носителей при быстром уменьшении размеров популяции (в результате эпидемии, природной катастрофы). Поэтому следующее поколение получает меньшее число аллелей, что приводит к снижению аллельного разнообразия и уменьшению гетерозиготности в популяции.

\*От лат. effectio – *делание, совершение*.

**Эффект Дубинина-Сидорова.** Этим термином в классической генетике обозначали новый тип положения гена и возможность его дробления, что, в своё время, способствовало опровержению представлений о неделимости гена.

**Эффект коктейльной вечеринки.** Термин, обозначающий какофоническое многоголосие, наблюдающееся в колонии пингвинов, в котором самцы и самки умудряются среди десятков тысяч соплеменников находить свою пару по специфическим особенностям голоса. Это говорит об особых, уникальных свойствах их слуха и слуховой памяти.

**Эффект основателя.** Появление уникального соотношения генов в новой популяции. Возникает как следствие дрейфа генов в результате отделения от родительской популяции небольшой обособленной на новом месте популяции. В такой популяции одни аллели могут быть утрачены, а другие, напротив, представлены у значительного числа особей (индивидов). При этом могут сохраняться и с большей скоростью распространяться мутантные гены. Примером *эффекта основателя* является высокая частота распространения (в 50 раз выше, чем в среднем в мире) среди населения вулканических островов *Тристан да Кунья* (4 острова, Южная часть Атлантического океана) наследственной формы рака глаза – *пигментного ретинита*. Кроме того, половина жителей островов страдают астмой.

**Эффект положения гена\*.** Явление, при котором степень проявления гена (а соответственно и количество синтезируемого белка) зависит от его локализации (положения) относительно соседних генов; ген проявляется в зависимости от того, в соседстве с какими другими генами, или в каком участке хромосомы, он находится. Другими словами, положение гена влияет на его активность и активность соседних генов. В соответствии с эффектом положения экспрессия гена изменяется в результате его перемещения в новый участок генома (хромосомы).

При транслокациях или перестройках может произойти перемещение гена и на другую хромосому. Таким образом возможно возникновение новых функциональных сетей. Например, рецессивный ген начинает проявляться даже при наличии доминантного партнёра\*\*, или, напротив, ранее активный ген при транслокации в гетерохроматиновый район хромосомы будет, скорее всего, неактивным. Следует подчеркнуть, что тканеспецифическая активность многих генов может зависеть и от дальних эффектов, определяемых последовательностями, расположенными на расстоянии сотен тысяч пар нуклеотидов (см. **Инсуляторы**). Эффект положения гена является следствием структурных перестроек генома (инверсий, транслокаций). Существуют разные варианты эффекта положения гена: *эффект Дубинина*, *мозаичный* (или классический, ЭПМ – эффект положения мозаичный, описанный в экспериментах по рентгеновскому облучению *Drosophila*, приводящему к разрыву хромосом с последующей их перестройкой (rearrangement)), *стабильный* и *доминантный*.

\*Феномен был открыт в 1925 г. американским генетиком Альфредом Генри Стёртевантом (А. Н. Sturtevant, 1891–1970) при изучении мутации *Var* (от англ. bar – *полоса*; в генетике – “узкий глаз”) у дрозофилы. В 1920 г. Стёртевант открыл также явление *супрессии генов*. Эффект положения гена был изучен Германом Мёллером (1930 г.), который предположил, что степень проявления гена зависит от частично совпадающих между собой участков соседних генов. Отсюда точные границы гена, в свою очередь, зависят от соседних генов и, соответственно, могут изменяться после мейотической рекомбинации.

\*\*Хрестоматийный пример рецессивного гена “хэйри” (от англ. hairy – *волосатый*), локализованного в третьей хромосоме у дрозофилы, и вызывающего образование дополнительных щетинок в присутствии кусочка четвертой хромосомы.

**Эффект свидетеля.** Явление, наблюдаемое при радиационном мутагенезе, когда генетические повреждения возникают в необлучённых клетках, находящихся поблизости с клетками-мишенями. В англоязычной литературе используется термин “*abscopal*”, означающий, что при облучении ткани наблюдается отдалённый эффект на необлучённую ткань.

**Эффект сцепленного наследования.** Эффект, вызванный процессом совместного распространения в популяции генов, сцепленных с мутантным геном, дающим селективные преимущества. В итоге этот эффект приводит к сопряжённой элиминации (см. **Сопряжённая элиминация, Снипы**).

**Эффект Хайфлика (Хейфлика).** Устанавливает предел деления нормальных (нетрансформированных) клеток в культуре. У каждого вида есть своя квота делений соматических клеток в культуре. Человеческие фибробласты в культуре делятся не более 50 раз (число удвоений

культуры) (см. **Старение клеток в культуре**). Синонимы – *Лимит Хайфлика, Предел Хайфлика, Правило Хайфлика*.

В январе 1998 г. группа американских учёных, работавших под патронажем “Geron Corporation”, сообщила, что им удалось заставить нормальные клетки преодолеть предел Хайфлика, путём генетических манипуляций, приведших к активации теломеразы.

**Эффлектор.** От лат. effector – *виновник, творец* (creator). Функциональная структура (клетка), активируемая гуморальным фактором (регулятором, который может стимулировать или подавлять активность) или электрическим стимулом.

**Эфферентный.** От лат. efferentis < effero (ex fero) – *выносить, уносить*. Центробежный. Направленный от нервного центра к периферическому эффектору (см. **Афферентный**).

**Эхинококк.** От греч. echinos – *ёж* и kokkos – *зерно*. 1. Паразитический червь класса *цестод*, обитающий в кишечнике кошек и собак, а также волков. Личиночная стадия (финна) развивается во внутренних органах (главным образом в печени) травоядных животных и человека. 2. Личиночная стадия, содержащая дочерние пузыри с несколькими головками (сколексами) в каждом (см. **Финна**).

**Эхиноциты.** От лат. echinus – *морской ёж* (эхин) и греч. kytos – *оболочка, клетка*. Изменённые по форме эритроциты с выступающими шипами.

**Эхиуриды.** От греч. echis – *змея, уга – хвост* и eidos – *сходство, вид*. Класс кольчатых червей (*Аннелид*) (см. **Полихеты, Олигохеты**).

**Эцидии.** От лат. aecidium < греч. eikia – *повреждение*. Органы конидиального спороношения у грибов, представителей некоторых порядков (аскомицетов и ржавчинных). У ржавчинных грибов, представляют собой вместилища спор в виде урночек, раструбы которых погружены в мезофилл листа растений-хозяев, располагающихся с нижней стороны в виде крупных пятен ржавого цвета (см. **Пикнидии**).

**Эцидиоспоры.** От греч. eikia – *повреждение* и spora – *семя*. Дикарионные споры, образующиеся в эцидиях (см. **Эцидии**). Зрелая эцидия заполнена дикарионными (двухядерными) гифами, отчленяющими эцидиоспоры. Эцидиоспоры, попадая на листья злаков, прорастают давая дикарионный мицелий, который, проникая в мезофилл листа образует двухядерные споры, носящие название *уредоспор* (см. **Уредоспоры**).

**Эякулят.** От лат. e-jaculatio – *извержение* < e-jaculo – *выбрасывать, извергать*. Изверженное семя (сперма). У человека объём нормального эякулята составляет в среднем 3 мл, и он содержит от 120 до 150 млн. сперматозоидов. У быка объём не намного больше – 4,5 мл семенной жидкости, но получать её можно до 10 раз в сутки. А вот у свиньи (хряка) объём эякулята доходит до 500 мл (пол-литра!), и в нём содержится  $5 \times 10^{10}$  сперматозоидов.

*“...Нигде природа так явно не приоткрывает сокровенных тайн, как оставляя следы вдали от проторенных дорог”.*

Уильям Гарвей

## Ю

*Наука – это искусство понимания Природы.*  
Дж. Боас

**Ювенология.** От лат. juvenilis – *юный* (неполовозрелый\*) и logos – *наука*. Новая наука о способах сохранения и продления продуктивной жизни (“второй молодости”), а не просто увеличения продолжительности жизни. У неё другие задачи и методы, чем у классической геронтологии.

\*Русский эквивалент – *молодой*.

**Югулярные тельца.** От лат. jugulum – *небольшое ярмо, горло* (англ. little yoke, the throat). Лимфомиелоидные органы (лимфоидная ткань) у амфибий, например, лягушек.

**Югулярный.** От лат. jugulum – *небольшое ярмо, горло* (англ. little yoke, the throat). Относящийся к горлу (шее) или ярёмным венам.

**Юкстагломерулярный аппарат (комплекс).** От греч. uksta, лат. juxta – *около, рядом* и новолат. glomerosus – *шарообразный, собравшийся в клубок* < glomus – *шарик, клубок*. Околоклубочковый аппарат. Комплекс клеток, состоящий из эпителиоидных клеток (юкстагломерулярных клеток), расположенных в стенке приносящей артериолы у места её вхождения в почечный клубочек, клеток “плотного пятна” дистального канальца и мезангиальных клеток\*. Реагирует на уменьшение объёма крови и продуцирует протеолитический фермент *ренин* (см. **Ренин**).

\*Клетки, заполняющие пространство между капиллярами.

*“Природа работает только на основе небольшого количества основных принципов”.*

Альберт Сент-Дьёрди

## Я

*“Не всякому помогает случай, судьба одаривает только подготовленные умы”.*

Луи Пастер

**Ядерная ламина (nuclear lamina, lamina nucleum limitans).** От лат. lamina – *пластинка* (мембрана). Фибриллярно-сетчатый (фиброзный) слой, состоящий из белков ламинов (А, С и В), прилегающий изнутри к внутренней мембране ядерной оболочки и закрепляющийся на ней при участии ряда интегральных белков, таких как LBR, LAR,

эмерин и др. Кроме того, белок ламин В со стороны С-конца имеет липофильную изопентильную группу, в результате чего ламина также заякоривается в ядерной мембране. В интерфазных ядрах через ламину к ядерной оболочке “подвешивается” хроматин (см. **Ламина, Ламины**).

**Ядерная оболочка.** Наличие ядерной оболочки – отличительный признак эукариотических клеток. Она состоит из двух замкнутых ядерных мембран (наружной и внутренней), разделённых узким пространством – люменом. Оболочка отграничивает внутреннее пространство ядра (нуклеоплазму) от цитоплазмы. Под внутренней мембраной располагается сетчатая фибриллярная структура, *ядерная ламина*, образованная промежуточными филаментами и связанная с мембраной специальными интегральными белками. Ламина служит для закрепления ядерных структур (хроматина) (см. **Ламина**). Оболочка пронизана (перфорирована) многочисленными ядерными порами, в области которых обе мембраны смыкаются. При этом внешняя мембрана является продолжением мембраны гранулярного эндоплазматического ретикула (ЭПР) и покрыта рибосомами (см. **Эндоплазматический ретикулум, Ядерный поровый комплекс**). Между наружной и внутренней мембранами располагается узкое *перинуклеарное пространство* (люмен). Появившись в процессе эволюции ядерная оболочка отделила ядерный компартмент клетки от остальной цитоплазмы и позволила включить дополнительные регуляторные механизмы, такие как, например, контроль потоков веществ из цитоплазмы в ядро и обратно через ядерные поровые комплексы (см. **РНК-надзор**). В результате процесс трансляции был отделён во времени и в пространстве от процессов транскрипции и репликации. Ядерная оболочка – это внутриклеточная структура, которая постоянно разрушается при каждом клеточном делении (митозе) и вновь собирается вокруг ядер дочерних клеток в телофазе митоза. Самосборка и разборка ядерной оболочки осуществляется при участии белков ламин и контролируется митотическими циклинами. Сборка оболочки происходит путём объединения мембранных везикул, остающихся при разрушении материнской оболочки, и включения в неё поровых субкомплексов. Считается, что сначала вокруг каждой хромосомы образуется оболочка, формирующая *кариомер*, а затем кариомеры сливаются и формируется общая ядерная оболочка (см. **Кариомер, Ядерная ламина, Митоз, Профаза**).

**Ядерные рецепторы (nuclear receptors).** Кислые хроматиновые белки – белки ядерного скэффолда в эукариотических клетках, связывающие сигнальные молекулы, например, стероидные гормоны, проникающие в ядро, и в виде таких комплексов действующие как транскрипционные регуляторы (см. **Стероиды**). Синоним – *акцепторы*.

**Ядерный поровый комплекс (nuclear pore complex, NPC).** Большой и сложно устроенный белковый комплекс, перфорирующий ядерную оболочку (супрамолекулярная структура, состоящая из более,

чем 1000 белков, которые носят название *нуклеопорины*). Представляет собой канал (ядерную пору), обеспечивающий двусторонний, контролируемый транспорт (экспорт/импорт) макромолекул (крупных ядерных белков, различных РНК и рибонуклеопротеидных комплексов) между ядром и цитозолем. Размеры пор и их структура стандартны для всех эукариотических клеток, а число пор зависит от метаболической активности клетки. В канале порового комплекса присутствует образование, получившее название “пробки” (центральной гранулы, или *транспортёра*). Синоним – *пориновый комплекс* (см. **Пориновый комплекс**).

**Ядро.** 1. “Информационный центр клетки”, направляющий и контролирующий различные проявления феномена жизни. (В ядре содержится “руководство по эксплуатации” не только отдельной клетки, но и всего организма в целом на протяжении его онтогенеза, а также хранятся генетические следы эволюционных изменений.) Ядро – клеточная структура, ограниченная ядерной оболочкой и содержащая ядерный геном, представленный в виде сложно структурированного хроматина, окружённого нуклеоплазмой. В интерфазном ядре обычно присутствуют одно или несколько ядрышек. В делящихся клетках хроматин спирализуется, конденсируется и уплотняется, превращаясь в хромосомы, а само ядро, как клеточная структура, перед делением клетки исчезает. Главные функции ядра заключаются в хранении информации, передаче её в цитоплазму в процессе транскрипции, а также передаче дочерним клеткам в процессе репликации. Только в ядре протекают матричные процессы синтеза ДНК и РНК. Здесь же осуществляется репарация и модификация ДНК, модификация белков хроматина и протекают процессы созревания различных форм РНК, а в ядрышке происходит синтез и сборка рибосом. Чаще всего ядро расположено в центре клетки и только в растительных клетках, содержащих большую центральную вакуоль, смещено на периферию клетки. Морфология ядра довольно разнообразная; оно может быть сферическим или вытянутым в длину (веретёновидным), чечевицеобразным, яйцевидным или сегментированным. Форма, как и положение ядра, а также его размеры\*\* могут меняться в процессе онтогенеза клетки и изменения интенсивности её метаболизма.

Биологическая роль ядра впервые была показана немецкими биологами Оскаром Гертвигом (O. Hertwig, 1849–1922) и Теодором Бовери (T. Boveri, 1862–1915). Особенно наглядно роль ядра была показана в опытах по разрезанию на части гигантской одноклеточной водоросли *ацетобулярии*, проведённых немецким биологом Геммерлингом (Хаммерлингом). Оказалось, что только та часть клетки (нижняя часть “стебелька”), которая содержала ядро, была способна поддерживать свою жизнедеятельность и даже регенерировать отрезанную “шляпку”.

\*Ядро впервые было описано в 1781 г. итальянцем Феликсом Фонтана (F. Fontana), как овальное тельце внутри клеток кожи угря. Много

позднее (в 1833 г.) шотландским ботаником и естествоиспытателем Робертом Броуном (Брауном) при изучении под микроскопом клеток орхидеи (по другой версии – клеток тычиночных нитей домашнего растения традесканции (*Tradescantia*), известного также под бытовым названием “бабьи сплетни”), были обнаружены небольшие, более прозрачные, чем оболочка, участки округлой формы (areolae), медленно перемещающиеся с током цитоплазмы, которым он дал латинское название *nuclei* – *ядра* (греч. синоним *καρυον* – *ядро ореха*). Именно Броун первым высказал мысль, что ядро является необходимой частью живой клетки.

\*\*Диаметр ядра варьирует от 0,5 мкм (у грибов) до 0,5 мм (в некоторых яйцеклетках), но в большинстве клеток он составляет 5–10 мкм.

Интересно отметить, что нет корреляции между размером ядра клетки и содержанием в нём ДНК.

2. Структура в ЦНС – скопление нервных клеток, например, *супраоптическое, хвостатое* или *прилежащее* ядра. 3. Ядро ореха, а также косточка плода.

**Ядро промотора.** Небольшая по протяжённости последовательность в промоторе РНК-полимеразы, с которой может быть инициирована транскрипция. Ядро промотора достаточно для сборки основного аппарата транскрипции и включает в себя два основных элемента (ТАТА-бокс и INR), занимающих, например, для РНК-полимеразы II 40 пар нуклеотидов. Транскрипция с ядра промотора обычно протекает с минимальной эффективностью. Для более интенсивной транскрипции промотор должен быть снабжён дополнительными элементами (см. **Промотор (промоутер)** и **ТАТА-бокс**).

**Ядрышко (nucleolus).** От лат. *nucleolla*\* – *ядрышко*. Структурный субкомпаратмент интерфазного ядра, представляющий собой округлую “массочку”, формирующуюся особыми участками хромосом, содержащими активные гены, кодирующие прерибосомную 45S РНК. (Иначе, ядрышко содержит гены, ответственные за синтез трёх типов рибосомной РНК – 28S, 18S и 5,5S рРНК.) Кроме того, ядрышко содержит продукты синтеза и сборки рибосом, находящихся на разных стадиях созревания. Рибосомные гены локализованы в участках хромосом, представленных вторичными перетяжками, и носящих название *ядрышковые организаторы* (см. **Ядрышковый организатор**). В геноме человека насчитывают до 200 копий генов, кодирующих 45S РНК. Это наиболее консервативные гены, любые изменения в которых приводят к гибели носителей. Не во все периоды жизни клетки (также как и не во всех клетках) активны все рибосомные гены. Могут работать и 50, и 150–170 генов. Показано, что от скорости наработки новых рибосом зависит адаптация организма к стрессу. Далеко не у всех индивидуумов, находящихся в условиях стресса, возрастает число активных генов и, соответственно увеличивается число новых рибосом. Отсюда рибосомы и их гены следует считать “дирижёрами”,

управляющими конечным результатом экспрессии генов, кодирующих белки, и в целом белковым синтезом в клетке. Цитологически выделяют несколько структурных типов ядрышек: 1. Ретикулярный, или нуклеонемный тип (характерен для большинства клеток). 2. Компактный тип (характерен для активно размножающихся клеток в культуре и для меристем). 3. Вакуолярный. 4. Кольцевидный тип (характерен для клеток с низким уровнем транскрипции, например, лимфоцитов). 5. Сегрегационный тип\*\*. 6. Остаточные, или покоящиеся ядрышки характерны для клеток, полностью потерявших способность к синтезу рРНК, например, нормобластов или дифференцированных энтероцитов. В ядрышках происходят следующие процессы: 1. Транскрипция рибосомной ДНК при участии РНК-полимеразы I. 2. Процессинг 45S РНК и образование рибосомных РНК. 3. Сборка и упаковка рРНК в рибонуклеопротеидные комплексы, формирующие 60S и 40S субъединицы рибосом. 4. Специфической функцией ядрышка является также биосинтез *никотинамиддинуклеотида* (НАД<sup>+</sup>, NAD<sup>+</sup>), предшественником которого служит поступающий из цитоплазмы *никотинамидмононуклеотид* (НАМ, NMN). Количество ядрышек варьирует в разных клетках, а размер отражает активность биосинтеза белка в клетке\*\*\*.

\*Впервые ядрышко было описано в 1781 г. Феликсом Фонтана.

\*\*Характерен для клеток, обработанных антибиотиками, подавляющими синтез РНК (актиномицин D, амфотерицин), синтез ДНК (митомицин C), или синтез белка (пурамицин).

\*\*\*В течение одного клеточного цикла в активных клетках, например, гепатоцитах, образуется до 10 млн. рибосом (1,5–3 тысячи в минуту) (см. **Рибосомы**).

**Ядрышковый организатор.** Участок хромосомы, содержащий скопление рибосомных генов и локализованный в области *ядрышковой перетяжки*. В клетках человека ядрышковые организаторы расположены в коротких плечах вблизи центромер 13, 14, 15, 21 и 22 хромосом, называемых SAT-хромосомами. Ядрышковые организаторы в ядрышке представлены в виде транскрибирующихся петель рибосомной ДНК (см. **Ядрышко, Ядрышковая перетяжка**).

**Ядрышковая перетяжка.** Структурная особенность некоторых митотических хромосом, обозначаемая как SAT-зона\*, которая имеет значительно меньшую толщину, чем остальная хромосома (около 7 мкм) и неспособная окрашиваться из-за незначительной спирализации хроматина. В хромосомах SAT-зона отделяет от остальной части плеча короткий участок, называемый “спутником” или сателлитом. В зоне *ядрышковой перетяжки* и располагается *ядрышковый организатор*. Синоним – *вторичная перетяжка*.

\*От англ. satellite – *спутник*. Акроним SAT образован от лат. “sine acido thymonucleinico”, что в современном переводе означает “без ДНК”.

**Язык цвета (цветовой код).** Дискретность живого породила различные сигнальные системы, обеспечивающие взаимодействие между особями как внутри видов, так и между ними. Эти сигнальные системы отражают также изменения окружающей среды, поэтому эволюция пошла по пути создания различных языков взаимодействия и усложнения их восприятия. Язык цвета – самый прямой из всех языков. Его понимают многие животные, а особенно хорошо усвоили птицы, насекомые и рыбы, обитающие в зоне коралловых рифов. Цвет и форма используются для камуфляжа, мимикрии и повсеместно присущего живой природе обмана, как со стороны жертв, так и хищников. У каждого класса животных свои особенности зрения, отличающегося чувствительностью к определённым частям спектра. Например, для пчёл\* характерно видение в ультрафиолетовом цвете. Скорпионы сами флуоресцируют в УФ-свете, что, по-видимому, необходимо для общения с сородичами и привлечения насекомых-жертв\*\*. Кодировка цветового языка, предназначенного для внутривидового общения, очень сложная и понимается только представителями того же вида. Но почти всем животным хорошо известен язык угрожающей, отпугивающей и предупреждающей окраски. В животном мире красный, оранжевый, жёлтый и синий\*\*\* цвета, а также определённое сочетание цветов, как, например, чёрно-жёлтого у европейской огненной саламандры, понимается на генетическом уровне и означает “будь осторожен”. Дальневосточная жерлянка, окрашенная со стороны спины в камуфляжный зелёный цвет с чёрными пятнами, в минуты опасности демонстрирует ярко красное брюшко, предупреждающее всех о ядовитости хозяйки. Показательными примерами могут быть также молочайный бражник, накапливающий токсины молочая, и паук каракурт или “чёрная вдова”, имеющий красные отметины, яд которого, содержащий  $\alpha$ -латротоксин, в 15 раз сильнее яда гремучей змеи. Австралийские пустынные сцинки в минуту опасности с неизменным успехом демонстрируют ярко-синий язык, хотя сами не являются ядовитыми. Однако королём в мире цветового языка считается хамелеон (“обнаруженный хамелеон – пропавший хамелеон”). Некоторые насекомые испускают свой собственный холодный химический свет (явление люминесценции\*\*\*\*). Язык цвета также очень развит в мире морских обитателей, особенно обитающих на коралловых рифах. Здесь цвет используется для передачи и получения очень широкого спектра информации (угрожающая, предупреждающая, привлекающая, скрадывающая окраска, мимикрия и т. д.). С помощью языка цвета привлекаются половые партнёры и отталкиваются половые конкуренты (соперники). Например, очень широко пользуются цветом головоногие моллюски, а некоторые кальмары даже украшены фонариками. Королём камуфляжа считается осьминог, хотя у него самого зрение только монохромное. Напротив, некоторые виды креветок различают 12 цветов и имеют треугольное зрение (от лат. *triangulum* – *треугольник*). Различные типы и формы окраски в подводном мире бесценны

для выживания многих видов организмов (см. Пуантилизм, Онтогенетическое изменение цвета, “Очистительные станции”, Иридофоры, Иридоциты, Хроматофоры).

\*Некоторые виды хищных креветок обладают самым совершенным в мире зрением и способны видеть не только в обычном, но и в ультрафиолетовом и поляризованном свете. Поляризованные узоры на поверхности тела характерны для креветок, кальмаров и некоторых видов рыб.

\*\*На этом принципе устроены ловушки для насекомых. У скорпионов – территориальных ночных хищников – флуоресцирует кутикула, что заставляет этих членистоногих избегать друг друга (исключая периоды спаривания).

\*\*\*Примером могут быть ядовитые южноамериканские лягушки голубые древолазы. Токсины древолазов изучаются как компоненты перспективных лекарств от некоторых кожных заболеваний. Самым ядовитым существом на планете считается колумбийский ужасный листолаз (до 5 см), окрашенный в жёлтый цвет.

\*\*\*\*Например, плотоядным светлякам для привлечения самок бескрылыми самками необходима собственная люминесценция. Одни виды светляков светятся постоянно, другие используют мигающий свет, а третьи – имеют и те, и другие фотофоры.

**Яйца (яйцеклетки).** Образно, “лотерейные билеты в будущее”. Обычно неспособные к передвижению зрелые женские гаметы\*. В зависимости от количества и распределения желтка имеют разную форму и величину (от тысячных или десятых долей мм, например, 0,085 мм у морского ежа и 0,2 мм у человека, до 1–10 см у птиц). Различают *изолецитальные*, *телолецитальные*, *центролецитальные*, *экзолецитальные* и *эндолецитальные* яйца, у которых ход дробления в значительной степени зависит от характера распределения желтка. Яйца всегда окружены одной или несколькими оболочками, среди которых различают первичные, образованные самой яйцеклеткой (желточная мембрана, или *membrane vitellina*), вторичные (например, *zona pellucida*) и третичные (например, известковая скорлупа яиц у птиц и студенистая оболочка яиц у лягушки) (см. **Ооциты**). Неоплодотворённые яйца поляризованы вдоль главной оси (показано на яйцах *Xenopus laevis*). Полярность определяет распределение тканей и органов в будущем зародыше, а начальные этапы дробления зиготы у животных обеспечиваются материнскими мРНК, запасёнными в яйцеклетках в специальных гранулах (Р-тельцах, служащих депо мРНК) впрок. Основным компонентом этих гранул служит белок *Dhh1p*, участвующий в расщеплении “отработанных” мРНК (см. **Р-тельца**). Кроме того, растущие ооциты у многих животных и растений могут накапливать экстрахромосомные амплифицированные ядрышки (дополнительные ядрышки, не связанные с ядрышкообразующими хромосомами), содержащие активные копии генов, кодирующих рибосомные РНК

(pРНК). Это явление хорошо изучено в ооцитах амфибий. Интересно отметить, что для возникновения и поддержания упорядоченной структуры эмбриона необходима гравитация. Синонимы – *женская зародышевая клетка* (лат. ovum – *яйцеклетка зрелая*, ovulum – *яйцеклетка незрелая*, находящаяся в фолликуле). В английском языке an egg, oviscell – *яйцо*, goe – *яйца*, икра (а также молоки), *яичники* у ракообразных.

\*Слово *яйцо* в латинском языке означает “птичий зародыш”. Отличительной особенностью яйцеклеток является то, что они никогда “не бегают” за сперматозоидами.

В 2012 г. японские учёные вырастили из стволовых клеток мыши функциональные яйцеклетки, которые после оплодотворения *in vitro* и подсадки зародышей суррогатным самкам-матерям развились в нормальных мышат.

Интересно добавить, что, например, у оболочников яйцеклетки разноцветные.

**Яйцеживородящие.** Животные, у которых зародыш развивается в яйце, а яйцо проклёвывается, ещё находясь в материнском теле.

**Яйца покоящиеся.** Яйца, снабжённые прочной оболочкой и откладывающиеся в неблагоприятных условиях. Такие яйца характерны, например, для дафний. При благоприятных условиях из этих яиц выходят партеногенетические самки, откладывающие *субитанные* яйца, дающие часто ещё в теле самки партеногенетических самок, что обеспечивает очень быстрое размножение, пока условия снова станут неподходящими и не появится половое поколение (см. **Гетерогония**).

**Якорные белки.** Белки, обеспечивающие закрепление транспортных везикул на мембранах.

**Янтарная кислота.** Естественный геронтопротектор; входит в состав миелина. В организме образуется из метилмалоновой кислоты при участии кобамида (см. **Цианокобаламин, Геропротекторы, Аспарат**).

**Яровизация\*.** Биологический феномен, благодаря которому растения начинают цвести или ускоряют цветение после длительного пребывания в условиях холода (низких температур). Яровизация связана с так называемой “вегетативной памятью” о том, что угроза холода уже миновала и которая характерна для многих однолетних и двулетних растений умеренного климата\*\*. Считается, что у многолетних видов растений память о зиме каждый год стирается, чтобы не препятствовать ежегодному цветению. Синоним – *верификация*.

\*В древнеславянском Пантеоне существовало божество, пробуждающее природу (Бог Солнца), – символ жизни и плодородия – с именем Ярило (Яровит). Словом Яр также обозначалась весна, её наступление. Скорее всего, эти имена происходят от славянского корня “яр” – *свет, сила*. От Ярилы возникло однокоренное слово *яровой* (*яровые*) – например, зерновые культуры, высеваемые весной, “под солнце”, поэтому слово *яровой* используется в значении *весенний*.

**\*\*Память растения о зимнем холоде записывается в эпигенетической структуре хроматина в локусах генов *Flowering Locus C* (FLC) и *Frigida* (FRI) (см. Флориген).**

**Яровые растения.** Однолетние растения\*, вегетационный период которых завершается за одно лето или заканчивается осенью. Синоним – *эутерофиты*.

\*Яровизация многолетних растений пока ещё мало изучена.

**Хочу напомнить молодым читателям, что в биологической природе человека, увы, заложен неоправданный оптимизм, позволяющий нам безжалостно эксплуатировать свой огромный, но всё же ограниченный жизненный потенциал.**

### Дополнительная литература прошлых лет

1. Биологический энциклопедический словарь. Главный редактор акад. М. С. Гиляров. “Советская энциклопедия”, Москва, 1989 (Издание второе, исправленное).

2. Англо-русский медицинский энциклопедический словарь.(адаптированный перевод 26-го издания Стедмана). Медицинское издательство “ГЕОТАР”, Москва, 1995

3. Англо-русский биологический словарь. Издательство “Русский язык”, Москва, 1979.

4. Генетический и цитогенетический словарь. Р. Ригер, А. Михаэлис (перевод с немецкого), Издательство “Колос”, Москва, 1967 (словарь в значительной степени устарел, однако в нём можно найти сведения об авторах многих основных биологических терминов).

5. Иммунологический словарь. В. Г. Галактионов. Издательство “Академия”. 2005

*Наш мир – средоточие тайн и пристанище парадоксов, а люди становятся учёными только от непреодолимого желания всё знать, и потому, кто ими стал, всю жизнь, как золотоискатели, занимаются поиском и добычей мельчайших крупиц нового знания. А знание, уже “выданное на-гора”, увы, никого не делает учёным, а делает лишь знатоком. Только люди, осознающие и понимающие всю глубину собственного незнания, могут задавать правильные и ставящие в тупик вопросы. Потому и необходимо долго учиться, чтобы научиться чувствовать невидимые нервы окружающего нас мира и осознавать всю глубину его Величества Незнания, но главное, понимать трагическую важность неочевидного и скрытого от наших глаз. Конечно, как сказал незаслуженно забытый русский поэт Сергей Клычков: “Сокровенное может не открыться, но, открывшись, не может сгинуть”. Молодым людям, выбирающим жизненный путь, для начала нужно просто поверить, что только наука сможет подарить им прикосновение*

*к восхитительным тайнам Природы, коих на любое новое поколение остаётся много больше, чем казалось ещё вчера. Вот так, учась всю жизнь, я вдруг понял, что человечеству ещё не удалось прочитать даже вступительную главу в огромной книге Природы.*

*В биологии есть множество правил, но очень мало законов, ибо правила позволяют существовать вариативности, а законы предопределяют исход процессов и их результат. Поэтому в любом биологическом эксперименте результатов может быть множество, а сами эксперименты проводятся под девизом: “Иду туда, не знаю куда...”.*

*Увы, ценность науки как системного способа познания мира почему-то постоянно ставится под сомнение.*

*Прощай, обитель мудрых слов, –  
Источник знаний и печали.  
Чуть приоткрыл я твой покров,  
А жизнь влечёт в другие дали.*

*Я ещё нахожусь в эпицентре жизни, но уже явственно слышу, как тикают часы моих милых учеников.*

*Николай Сетков*